

Uniwersytet Warszawski  
Wydział Geologii

---

mgr Robert Bronowicz

# **MORFOLOGIA I OSTEOHISTOLOGIA FITOZAUROW Z GÓRNEGO TRIASU KRASIEJOWA**

Praca doktorska  
na kierunku: Geologia  
w zakresie: Paleontologia



Praca wykonana pod kierunkiem  
Prof. dr. hab. Michała Gintera  
Instytut Geologii Podstawowej  
Zakład Paleontologii

Warszawa, 2017



## Streszczenie

Fitozaury (Phytosauria/Parasuchia) były grupą czworonożnych, drapieżnych gadów zbliżonych ogólną budową ciała do współczesnych krokodyli. W zapisie kopalnym bezsprzeczne skamieniałości tych zwierząt znane są z późnego triasu (karnik-retyk) z formacji zidentyfikowanych w różnych rejonach Ziemi. W roku 1993, na obszarze Śląska Opolskiego, w miejscowości Krasiejów odkryto oprócz innych licznych skamieniałości zwierząt kręgowych szczątki bazalnych fitozaurów.

W niniejszej pracy po raz pierwszy szczegółowo opisano i zilustrowano materiał kopalny reprezentujący prawie wszystkie elementy szkieletu fitozaurów z późnotriasowych warstw Krasiejowa. Na podstawie porównań z innymi równowiekowymi taksonami, głównie ze Stanów Zjednoczonych, Indii oraz Niemiec, powołano nowy gatunek *Parasuchus agnetis* sp. nov. dla materiału z Polski. Obserwacje anatomiczne kości piszczelowych pozwoliły także stwierdzić prawdopodobieństwo współwystępowania na stanowisku w Krasiejowie drugiego taksonu fitozaura. Na jednej z kości ramieniowych zidentyfikowano rzadko występującą, również współcześnie, patologię, polegającą na plastycznym odkształceniu trzonu kości. Jest ona pierwszym tego typu przypadkiem opisanym dla Crurotarsi. Dzięki stosunkowo liczным skamieniałościom możliwe stało się wykonanie analizy osteohistologicznej. Analiza mikrostruktury kości jest pierwszym, jak do tej pory, tak obszernym badaniem tego typu wykonanym dla Phytosauria. Na podstawie otrzymanych wyników oraz dzięki faktowi, iż skamieniałości z Krasiejowa reprezentują osobniki na różnym stopniu rozwoju osobniczego, zaobserwowano zmiany, zarówno morfologiczne jak i osteohistologiczne, zachodzące w trakcie ontogenezy.





## **Temat Pracy w języku angielskim**

### **Morphology and osteohistology of the phytosaurs from the Upper Triassic of Krasiejów**

#### **Abstract**

The phytosaurs (Phytosauria/Parasuchia) were the group of quadrupedal, carnivorous reptiles similar in general silhouette to the Recent crocodilians. The unquestionable phytosaurian fossil record is restricted to the Late Triassic (Carnian-Rhaetian) sediments of the rock formations identified in different parts of the globe. In 1993 in the Opole region of Silesia near Krasiejów the new locality with basal phytosaurs, apart from other numerous vertebrate fossils, have been discovered.

In this dissertation, the phytosaurian fossil material from the Late Triassic sediments of Krasiejów, representing almost every part of the skeleton, is described and illustrated for the first time. On the basis of comparisons with other contemporaneous phytosaurian taxa, mainly from the USA, India, and Germany, the new species *Parasuchus agnetis* sp. nov. was coined for the Polish material. Anatomical study of the tibiae implied the presence of the second phytosaurian taxon in the Krasiejów locality. One of the humeri is identified to be affected by the rare, even among recent vertebrates, pathology manifested by the plastic deformation of the diaphysis. It is the first case of such deformation described for the Crurotarsi. Relatively abundant fossils also made the osteohistological analysis feasible. Bone microstructure analysis is the first, up to date, such extensive study of the Phytosauria. On the basis of acquired results and due to the fact that the specimens represent individuals of different biological ages, ontogenetic changes, both morphological and osteohistological, were identified.



Serdecznie dziękuję mojemu promotorowi, Prof. dr. hab. Michałowi Ginterowi,  
za pomoc podczas pisania pracy, wiele cennych uwag i wskazówek,  
które przyczyniły się do szczęśliwego ukończenia rozprawy doktorskiej.  
Bardzo dziękuję dr Elenie Jagt-Yazykovej Prof. UO,  
dr. hab. Adamowi Bodziochowi Prof. UO oraz Prof. dr. hab. Jerzemu Dzikowi  
za udostępnienie wyjątkowego materiału badawczego i możliwość podjęcia się  
opracowania fascynującego mnie tematu.  
Podziękowania chciałbym złożyć także mojej żonie, Agnieszce Bronowicz,  
która jeszcze jako narzeczona wspierała mnie podczas wyczerpujących  
prac nad ostatecznym wyglądem mojego doktoratu.  
Dziękuję wszystkim innym osobom, które przyczyniły się  
do oszlifowania manuskryptu do jego ostatecznej wersji.  
Specjalne podziękowania kieruję do mojej koleżanki z pokoju 3021, Marty Hodbod,  
za animację kulturalno-oświatową przez cały okres trwania doktoratu.



# SPIS TREŚCI

<b>1. WSTĘP</b>	13
<b>2. HISTORIA BADAŃ NAD FITOZAURAMI</b>	15
<b>3. GEOLOGIA, DATOWANIE ORAZ KORELACJA WARSTW Z KRASIEJOWA</b>	18
<b>4. CHARAKTERYSTYKA PHYTOSAURIA</b>	21
<i>Paleoekologia</i>	21
<i>Występowanie geograficzne i czasowe</i>	22
<i>Pochodzenie ewolucyjne Phytosauria</i>	24
<b>5. POŁOŻENIE SYSTEMATYCZNE MATERIAŁU KRASIEJOWSKIEGO</b>	26
<b>5.1 SYSTEMATYKA</b>	29
<i>„Zanclodon” arenaceus Fraas, 1896</i>	33
<i>Opis okazu SMNS 80737 „Zanclodon” arenaceus</i>	34
<i>Dyskusja</i>	35
<b>6. OSTEOLOGIA</b>	38
<b>6.1 SZKIELET OSIOWY</b>	39
<i>Kręgosłup obrotowy (axis)</i>	39
<i>Pozostałe kręgosłupy szyjne</i>	40
<i>Kręgosłupy grzbietowe</i>	42
<i>Kręgosłupy krzyżowe</i>	43
<i>Kręgosłupy ogonowe</i>	44
<b>6.2 PAS MIEDNICOWY</b>	46
<i>Kość biodrowa (ilium)</i>	46
<i>Kość łonowa (pubis)</i>	48
<i>Kość kulszowa (ischium)</i>	49

<b>6.3 KOŃCZYNA TYLNA</b>	49
<i>Kość udowa (femur)</i>	50
<i>Kość piszczelowa (tibia)</i>	51
<i>Kość strzałkowa (fibula)</i>	51
<i>Kości stępu – k. skokowa &amp; piętowa (astragalus &amp; calcaneum)</i>	52
<b>6.4 PAS BARKOWY</b>	53
<i>Łopatką (scapula)</i>	53
<i>Kość krucza (coracoid)</i>	54
<i>Międyobojczyk (interclavicula)</i>	54
<b>6.5 KOŃCZYNA PRZEDNIA</b>	64
<i>Kość ramieniowa (humerus)</i>	55
<i>Kość promieniowa (radius)</i>	56
<b>6.6 CZASZKA i ŻUCHWA</b>	56
ŻUCHWA	56
<i>Kość zębowa (dentale)</i>	57
<i>Kość płatowa (spleniale)</i>	57
<i>Kość kątowna (angulare)</i>	58
<i>Kość przedstawowa (prearticulare)</i>	58
<i>Kość nadkątowna (supraangulare)</i>	58
<i>Kość stawowa (articulare)</i>	59
CZASZKA	59
Ogólne cechy czaszki	59
<i>Kość przedszczękowa (premaxillare)</i>	60
<i>Kość przegrodowo-szczękowa (septomaxillare)</i>	61
<i>Kość szczękowa (maxillare)</i>	61
<i>Kość nosowa (nasale)</i>	62
<i>Kość łzowa (lacrimale)</i>	62
<i>Kość przedczołowa (prefrontale)</i>	62
<i>Kość czołowa (frontale)</i>	62
<i>Kość zączołowa (postfrontale)</i>	63
<i>Kość zaoczodołowa (postorbitale)</i>	63
<i>Kość jarzmowa (jugale)</i>	63
<i>Kość ciemieniowa (parietale)</i>	64
<i>Kość łuskowa (squamosum)</i>	64

Kość kwadratowa ( <i>quadratum</i> ) .....	65
Kość kwadratowo-jarzmowa ( <i>quadratojugale</i> ).....	65
Kość podniebienna ( <i>palatinum</i> ) .....	65
Lemiesz ( <i>vomer</i> ) .....	65
Kość skrzydłowa ( <i>pterygoideum</i> ).....	66
Kość zewnętrzno-skrzydłowa ( <i>ectopterygoideum</i> ).....	66
Kość nadpotyliczna ( <i>supraoccipitale</i> ) .....	66
Kość zewnętrzno-potyliczna ( <i>exoccipitale</i> ).....	67
Kość podstawno-potyliczna ( <i>basioccipitale</i> ) .....	67
Kość podstawno-potyliczna ( <i>basioccipitale</i> ) .....	67
Zęby .....	68
<b>7. PATOLOGICZNA KOŚĆ RAMIENIOWA.....</b>	<b>69</b>
Materiały i metodyka badań.....	70
Opis okazu ZPAL Ab III 725.....	71
Dyskusja .....	71
<b>8. ILE TAKSONÓW FITOZAURÓW WYSTĘPOWAŁO W KRASIEJOWIE ? .....</b>	<b>77</b>
Materiały.....	78
Porównanie okazu .....	78
Dyskusja .....	79
Wnioski .....	81
<b>9. ALLOMETRIA.....</b>	<b>82</b>
Kości udowe .....	83
Czaszka .....	84
<b>10. OSTEOHISTOLOGIA.....</b>	<b>88</b>
Historia badań mikrostruktury kości.....	88
Zastosowanie badań osteohistologicznych.....	90
Materiały i metodyka badań.....	91
<b>10.1 OPISY SZLIFÓW KOŚCI UDOWYCH .....</b>	<b>93</b>
ZPAL Ab III 727a .....	93
ZPAL Ab III 3212 .....	95
ZPAL Ab III 1688 .....	97
ZPAL Ab III 2352.....	104
ZPAL Ab III 241.....	106
<b>10.2 OPIS SZLIFU KOŚCI STRZAŁKOWEJ .....</b>	<b>109</b>

ZPAL Ab III 750.....	109
<b>10.3 OPISY SZLIFÓW KOŚCI RAMIENIOWYCH .....</b>	<b>110</b>
ZPAL Ab III 261 .....	110
ZPAL Ab III 714b.....	113
ZPAL Ab III 258.....	114
<b>10.4 OPISY SZLIFÓW ŻEBER .....</b>	<b>115</b>
ZPAL Ab III 205.....	115
ZPAL Ab III 779-1.....	116
<b>10.5 OPIS SZLIFU KRĘGU .....</b>	<b>118</b>
ZPAL Ab III 790.....	118
<b>11. WNIOSKI Z BADAŃ OSTEOHISTOLOGICZNYCH .....</b>	<b>119</b>
Wiek biologiczny.....	119
Schemat rozwoju osobniczego.....	122
Fizjologia.....	124
Paleoekologia .....	125
<b>12. PODSUMOWANIE.....</b>	<b>127</b>
<b>13. RYCINY, TABELI I WYKRESY .....</b>	<b>131</b>
<b>LITERATURA .....</b>	<b>271</b>



# 1. WSTĘP

Fitozaury (Phytosauria lub Parasuchia) to grupa czworonożnych, ziemnowodnych gadów kopalnych zaliczanych od niedawna do Archosauriformes (NESBITT 2011; wcześniej zaliczano je do Crurotarsi bądź Pseudosuchia, patrz dyskusja na temat stosowania obu nazw w PARKER 2009). Jako pierwszy opisał je JAEGER (1828) uznając, iż były to zwierzęta roślinożerne, co zostało w niedługim czasie obalone (patrz rozdział *Historia badań*). Gady te były bez wątpienia drapieżnikami, stanowiącymi ważny element faun późnego triasu.

Badania tej grupy opierają się głównie na materiale czaszkowym, gdyż zwykle to on najlepiej zachowuje się w stanie kopalnym. Dotyczą one przede wszystkim systematyki (np. BALLEW 1989) ze względu na duże znaczenie tych zwierząt dla biostratygrafii osadów późnego triasu (np. LUCAS 1998a). Sporadycznie publikowane są również prace dotyczące szeroko rozumianej paleobiologii fitozaurów (np. ANDERSON 1936). Mikrostruktura kości Phytosauria nie była częstym tematem badań, jeśliby prześledzić historię tego typu analiz w literaturze (patrz również rozdział *Historia badań mikrostruktury kości*). Jedną z najwcześniejszych prac było opracowanie SEITZA (1907) dotyczące rodzajów *Phytosaurus* i *Termatosaurus* (fide RICQLÈS et al. 2003a). W latach późniejszych histologia tej grupy nie zyskała większego zainteresowania zapewne na skutek braku kompletniejszych szkieletów. Sytuacja wygląda podobnie w kwestii badań ontogenezy fitozaurów. Osobniki młodociane są w przypadku tych zwierząt bardzo rzadkie w zapisie kopalnym, co utrudnia stworzenie pełnego obrazu zmian zachodzących w rozwoju osobniczym w obrębie tej grupy.

Odkrycie w roku 1993 pod względem paleontologicznym osadów w wyrobisku cegielni w Krasiejowie na Opolszczyźnie oraz późniejsze prace wykopaliskowe

dostarczyły wyjątkowego materiału kopalnego zaliczonego do Phytosauria. Czaszki oraz elementy szkieletu pozaczaszkowego reprezentują wiele osobników, jednak, co najważniejsze, należały do zwierząt będących na różnym stopniu rozwoju osobniczego. Pozwoliło to przeprowadzić badania mające na celu określenie zmian jakim podlegały elementy szkieletowe w trakcie ontogenezy w obrębie jednej populacji fitozaurów. Możliwym stało się przebadanie zarówno zmian ogólnej morfologii kości, jak i jej mikrostruktury. Wyniki tych badań, przedstawione w niniejszej pracy, stanowią podłoże dla przyszłych analiz dotyczących fitozaurów, pomagając zrozumieć, które cechy mają większe znaczenie dla taksonomii tej grupy zwierząt. Poprzez lepsze zrozumienie zmian, jakim podlegały szkielety poszczególnych osobników, jesteśmy również w stanie wyciągnąć wnioski dotyczące ich paleoekologii oraz środowiska w jakim żyły.

## 2. HISTORIA BADAŃ NAD FITOZAURAMI

W pierwszej połowie XIX wieku, JAEGER (1828) opisał fragmentaryczne szczęki nowego na owe czasy rodzaju kopalnego gada. Materiał ten składał się między innymi z cylindrycznych, kołkowatych, owalnie zakończonych „zębów”, uznanych przez autora za skamieniałości zwierzęcia roślinożernego. Jak stwierdził JAEGER (1828), „zęby wydają się być bardziej przystosowane do diety roślinnej, nawet pomimo tego, iż nie zostały starte jak u rodzaju *Iguanodon*” (tłumaczenie własne). Na podstawie tych obserwacji ustanowiony został rodzaj *Phytosaurus* JAEGER, 1828, którego nazwa jest połączeniem dwóch greckich słów *phyton* (roślina) + *sauros* (jaszczur), opisujących domniemaną dietę tego gada. W obrębie rodzaju utworzono dwa gatunki: *P. cylindricodon* i *P. cubicodon*, odnoszące się do dwóch morfotypów „zębów”. Taksony te zostały zgromadzone w nowej rodzinie Phytosauridae. Niespełna dwadzieścia lat po wspomnianej publikacji VON MEYER zauważył nieścisłości w opisie JAEGERA dotyczące „zębów” rodzaju *Phytosaurus*. Okazały się one skamieniałymi wypełnieniami zębodołów szczęki tego gada, odzwierciedlającymi korzenie zębowe obtoczone w stanie kopalnym, co nadało im obły kształt (obserwacje własne). Stało się to źródłem pomyłki w nazewnictwie nie tylko rodzaju nowego gada ale również całej grupy. Powyższa nazwa sugerowała roślinożerność zwierząt należących do nowoutworzonego taksonu, wbrew temu co pokazuje faktyczny kształt ich zębów (np. HUNGERBÜHLER 2000) wskazujący bez jakichkolwiek wątpliwości na drapieżnictwo (WESTPHAL 1976, HUNT 1989). Dokonując ponownego opisu wspomnianego wyżej materiału, VON MEYER (1861) utworzył nowy rząd kopalnych gadów – Phytosauria.

Niespełna dziesięć lat później, na podstawie fragmentarycznego materiału z Indii (Formacja Maleri), HUXLEY (1870) wyróżnił nowy rodzaj i nazwał go *Parasuchus*

(grec. *para* [bliski] + *soukhos* [krokodyl]), podkreślając jego podobieństwa do współczesnych krokodyli. Pięć lat później HUXLEY (1875) zaproponował nowy podrząd rzędu Crocodylia nazwany przez niego Parasuchia, który obejmował wówczas aetozaurowy (początkowo rodzaj *Stagonolepis*), rodzaj *Belodon* i *Parasuchus*. Takson ten podniósł do rangi rzędu MCGREGOR (1906), tworząc w obrębie niego dwa podrzędy – Phytosauria i Aetosauria. Obecnie w obręb taksonu Parasuchia nie zalicza się aetozaurów (stanowią one odrębną grupę wewnątrz Archosauria; patrz np. PARKER 2007, BRUSATTE *et al.* 2010b), a termin jest uważany za synonim taksonu Phytosauria i używany jest wymiennie. HUXLEY (1870), powołując rodzaj *Parasuchus* nie podał formalnego opisu zgodnego z przyjętymi standardami naukowymi, dlatego przez pewien czas zaproponowana nazwa była uznawana jako *nomen nudum*. Dopiero piętnaście lat później ukazała się praca LYDEKKERA (1885), w której poddany został rewizji indyjski materiał i formalnie użyta została nazwa *Parasuchus hislopi* zaliczona w obręb nowej rodziny Parasuchidae. Niestety, w skład holotypu weszły kości nie tylko fitozaura ale również rynchozaura, co zainicjowało dyskusję na temat pozycji filogenetycznej tego taksonu. Dopiero CHATTERJEE (1974) prawidłowo oznaczył część materiału typowego jako *Parasuchus hislopi* i zaliczył do niego dwa prawie kompletne szkielety z Formacji Maleri (CHATTERJEE 1967, 1978). Nadal pozostała jednak kwestia holotypu, będącego jedynie fragmentarycznym rostrum, co nie pozwalało na dokładne określenie cech odróżniających gatunek *P. hislopi* od innych fitozaurów (był on tzw. *nomen dubium*). CHATTERJEE (2001) zgłosił się z tą kwestią do Międzynarodowej Komisji Nomenklatury Zoologicznej (ang. *International Commission on Zoological Nomenclature*, w skrócie ICZN) aby opisany przez niego materiał (patrz CHATTERJEE 1978) zastąpił jako nowy materiał typowy (neotyp) używany wówczas lektotyp (patrz CHATTERJEE 1974). Sprawę poparł HUNGERBÜHLER (2001a), co zaowocowało uznaniem przez ICZN neotypu gatunku *P. hislopi* (OPINION 2045 z roku 2003).

Początek XX wieku to ustanowienie nowego taksonu w obrębie Phytosauria, ważnego szczególnie z punktu widzenia tej pracy. Z osadów datowanej na późny trias formacji Popo Agie z Wyoming (USA) WILLISTON (1904) wraz z ekspedycją wydobyl czaszki zwierzęcia nazwanego przez niego *Paleorhinus bransoni*. WILLISTON zauważył prymitywniejsze, bardziej bazalne cechy czaszki nowego fitozaura, szczególnie jeśli chodzi o położenie nozdrzy zewnętrznych (patrz niżej), co podkreślił w nazwie utworzonego przez siebie taksonu (grec. *palaeo* [dawny] + *rhin/rhis* [pysk] i *bransoni* na cześć odkrywcy dr. E. B. Bransona). Materiał ten został dokładnie opisany przez LEESA

(1907) trzy lata później. Wśród okazów odkrytych latem 1904 roku, jak się okazało w niedługim czasie, znajdował się również kolejny nowy takson, nieznacznie bardziej zaawansowany w porównaniu do rodzaju *Paleorhinus*, a mianowicie *Angistorhinus grandis* (MEHL 1913).

Jak zauważył CHATTERJEE (1978) oraz wielu innych badaczy (np. WESTPHAL 1976, BALLEW 1989, HUNT & LUCAS 1991), rodzaje *Parasuchus* i *Paleorhinus* są do siebie bardzo podobne. Oba taksony wykazują nozdrza zewnętrzne położone tuż przed zagłębieniami przedczołowymi lub wyraźnie przesunięte w stronę przednią pyska, nozdrza wewnętrzne przesunięte do tyłu względem nozdrzy zewnętrznych, górne okna skroniowe na poziomie dachu czaszki oraz kości łuskowe bez hakowatych wyrostków tylnych. Wszystkie te cechy świadczą o bazalnej pozycji w obrębie Phytosauria (patrz BALLEW 1989, HUNT & LUCAS 1991, LONG & MURRY 1995). W związku z tym, iż na skutek decyzji ICZN (OPINION 2045 z roku 2003) *Parasuchus hislopi* przestaje być *nomen dubium*, to stosując zasadę priorytetu wcześniej opublikowanych nazw rodzaj *Parasuchus* powinien zastąpić rodzaj *Paleorhinus*, który jest jego młodszym synonimem (HUNGERBÜHLER 2001a). Jednakże dokładniejsza analiza materiału kopalnego bazalnych fitozaurów (STOCKER 2010, 2013; STOCKER & BUTLER 2013; BUTLER 2013; BUTLER *et al.* 2013), sugeruje parafiletyczność rodzaju *Paleorhinus/Parasuchus*, kwestionując tym samym jego globalne rozprzestrzenienie w późnym triasie. Rozwiązanie tej kwestii przynosi rewizja materiału z Indii przeprowadzona przez KAMMERER *et al.* (2015). Według wyników badań autorów, *Parasuchus hislopi* pozostaje obowiązującym gatunkiem w systematyce fitozaurów, a sam rodzaj *Parasuchus* stanowi starszy synonim rodzaju *Paleorhinus*, który pod koniec triasu osiągnął niemal globalne rozprzestrzenienie..

Późniejsze lata przyniosły kolejne odkrycia nowych taksonów, poznanych niestety głównie na podstawie mniej lub bardziej kompletnych czaszek. Artykułowane, kompletne szkielety są w tej grupie rzadkością, jednak i tu zdarzają się wyjątki (np. CHATTERJEE 1978, GOZZI & RENESTO 2003).

W roku 1993, na stanowisku w Krasiejowie na Opolszczyźnie odkryto kolejnego bazalnego fitozaura. Cechy anatomiczne czaszki zbliżają go do rodzajów *Parasuchus* i *Paleorhinus*. Takson ten, będący nowym gatunkiem (patrz rozdział *Położenie systematyczne materiału krasiejowskiego*), jest przedmiotem badań przedstawionych w niniejszej pracy.

### 3. GEOLOGIA, DATOWANIE ORAZ KORELACJA WARSTW Z KRASIEJOWA

Krasiejów to niewielka wieś leżąca koło Ozimka w woj. opolskim. Niedaleko terenów mieszkalnych znajduje się nieczynne już wyrobisko eksploatowane do początku lat 90-ych XX wieku przez Cementownię Góraždze. Litologicznie występują tu iłowce oraz mułowce barwy czerwonej i szarej z przewarstwieniami ziarnitu. W profilu stwierdzono występowanie dwóch horyzontów dostarczających szczątków kostnych. Jest to dolny poziom akumulowany w środowisku jeziornym oraz górny reprezentujący środowisko meandrującej rzeki (dokładniejszy opis stanowiska w DZIK & SULEJ 2007; patrz również podrozdział *Dyskusja* w rozdziale *Patologiczna kość ramieniowa*, gdzie przedyskutowano tafonomię tego stanowiska). W roku 1993 znaleziono tam, wraz z innymi skamieniałościami, pierwszą czaszkę fitozaura. Przebadanie okazów zaowocowało rozpoczęciem regularnych prac wykopaliskowych na terenie nieczynnej cegielni celem poznania paleośrodowiska późnego triasu Krasiejowa.

Jednym z największych problemów jest datowanie i korelacja warstw z tego stanowiska z pozostałą częścią Basenu Germańskiego. Ponieważ praca ta nie ma na celu opracowania dokładnej stratygrafii i korelacji Krasiejowa, dalsze rozważania mają charakter dyskusji dostępnych danych literaturowych z perspektywy wieku zespołu fauny i flory z tego stanowiska.

Głównym narzędziem, jakie może być pomocne przy określeniu wieku warstw z Krasiejowa, jest biostratygrafia. Zespół fauny z omawianego stanowiska jest zdominowany przez płaza tarczogłowego z rodzaju *Metoposaurus* (*M. diagnosticus krasiejowensis* SULEJ, 2002) oraz fitozaurow z rodzaju *Paleorhinus* (patrz rozdział *Położenie*

systematyczne materiału krasiejowskiego) (DZIK & SULEJ 2007). Oba taksony mają duże znaczenie przy określaniu wieku i korelowaniu warstw skalnych zarówno Basenu Germańskiego jak i innych stanowisk górnego triasu na świecie (HUNT & LUCAS 1991, LUCAS 1998a i b). Na ich podstawie wiek stanowiska krasiejowskiego możemy określić jako późny trias (najprawdopodobniej karnik; ale patrz SZULC 2005). Pozostaje kwestia korelacji występujących na Śląsku Opolskim warstw z profilami Basenu Germańskiego Niemiec. Przyjętym obecnie poglądem, zaproponowanym przez DZIKA *et al.* (2000), jest korelowanie Krasiejowa z warstwami Lehrberg, które stanowią część formacji Weser zalegającej na osadach formacji Schilfsandstein (KOZUR & BACHMANN 2008, SHUKLA *et al.* 2010). Wiek ten potwierdzają badania krasiejowskiego zespołu 'konchostraków' (Spinicaudata) zdominowanego przez rodzaj *Laxitextella* typowy dla środkowoeuropejskiej części Basenu Germańskiego (środkowy kajper, przedział środkowy-późny karnik wg OLEMPKA 2004).

Według podziału biostratygraficznego zaproponowanego przez LUCASA (tzw. *Land Vertebrate Faunachrons* = LVFs; 1998a; patrz również 1998b) warstwy z Krasiejowa należy uznać za tzw. Otischalkian (wczesny karnik), którego początek wyznacza pierwsze pojawienie się w zapisie kopalnym (tzw. *First Appearance Datum* = FAD) rodzaju *Paleorhinus*. Jednak podział ten został zakwestionowany przez LEHMANA & CHATTERJEE (2005), którzy na podstawie geologii i biostratygrafii basenu Dockum pokazali, że taksony indeksowe definiujące, wg LUCASA (1998a), LVFs (między innymi *Paleorhinus*) mają szersze zasięgi stratygraficzne.

Rodzaj *Metoposaurus* występuje już w osadach formacji Schilfsandstein i kontynuuje się do okresu, kiedy rozpoczęła się sedymentacja warstw Lehrbergschichten, Kieselsandstein oraz Blasensandstein (razem tzw. Bunte Mergel), gdzie współwystępuje z nim rodzaj *Paleorhinus* (LUCAS 1998b: 510). Aby lepiej określić wiek warstw krasiejowskich, należałoby powiązać osady lądowe, w których znajdujemy rodzaj *Paleorhinus*, ze stratygrafią osadów morskich. Stało się to możliwe w momencie odnalezienia w Austrii, w okolicach miejscowości Lunz niekompletnego rostrum fitozaura oznaczonego jako cf. *Francosuchus trauthi* (HUENE 1939). Okaz ten pochodzi z osadów formacji Opponitz i stanowi jedynie fragment nasady rostrum z widocznymi przednimi krańcami nozdrzy zewnętrznych (WESTPHAL 1976: fig. 7e). Z racji ich położenia wyraźnie przed zagłębieniami przedczołowymi, uważany był za fitozaura na poziomie zaawansowania ewolucyjnego *Paleorhinus* (*Paleorhinus* sp. wg HUNT & LUCAS 1991). Najistotniejszy jest jednak fakt, iż w formacji Opponitz znajdowane są

skamieniałości roślin lądowych współwystępujące z bezkręgowcami w osadach morskich, co pozwala precyzyjnie połączyć ze sobą równowiekowe osady lądowe oraz morskie późnego triasu (DOBRUSKINA 1998). Tym samym, do roku 2013, problem korelacji osadów lądowych z morskimi wydawał się rozwiązany. Jednakże rewizja holotypu wspomnianego wyżej '*F. trauthi*' wykonana przez BUTLERA (2013) wykazała, iż nie należał on do Phytosauria, a stanowił odrębny takson. Automatycznie powrócił wspomniany wcześniej problem korelacji.

Biorąc pod uwagę dostępne dane literaturowe oraz całość powyższych rozważań, osady z Krasiejowa należałoby uznać za późny trias (tuvalian; najprawdopodobniej środkowy-późny karnik). Warstwy z tego stanowiska korelowalne są najprawdopodobniej z warstwami drawnieńskimi (DZIK *et al.* 2000, SULEJ 2002; patrz również definicję warstw drawnieńskich w DADLEZ & KOPIK 1963).



## 4. CHARAKTERYSTYKA PHYTOSAURIA

### *Paleoekologia*

Fitozaury były grupą czworonożnych, drapieżnych gadów zbliżonych ogólną budową ciała do współczesnych krokodyli (patrz np. MCGREGOR 1906: fig. 26; COLBERT 1947: pl. 9 i 10). Zamieszkiwały one głównie środowiska słodkowodne (jeziorne lub rzeczne), prowadząc półwodny tryb życia (WESTPHAL 1976, CHATTERJEE 1978, DZIK & SULEJ 2007). Najprawdopodobniej niektóre z nich przystosowały się również do środowiska morskiego (GOZZI & RENESTO 2003). Obok płazów tarczogłowych, gady te są jednym z głównych elementów składowych faun późnego triasu (fitozaury z rodzaju *Paleorhinus* są drugie pod względem liczebności okazów, zaraz za płazami z rodzaju *Metoposaurus*, znajduwanymi w Krasiejowie; DZIK & SULEJ 2007 i obserwacje własne). Fitozaury stanowiły najprawdopodobniej odpowiednik ekologiczny współczesnych krokodyli i cechowały się zbliżonym do nich sposobem życia (BUFFETAUT 1993). Znane są przykładowo okazy, których czaszki posiadają patologiczne blizny powstałe najprawdopodobniej podczas walk wewnątrzgatunkowych o terytorium i/lub prawo do rozrodu (CAMP 1930, RUBEN 1990, ROTHSCHILD 2008). Podobne rany są efektem walk toczonych przez wymarłe i współczesne krokodyle (KATSURA 2004). Dodatkowo czaszki przedstawicieli Phytosauria wskazują na to, iż podobnie jak dzisiejsze krokodyle, nie posiadały one tzw. układu nosowo-lemieszowego (ang. *vomeronasal system/VN system*) odpowiedzialnego za przetwarzanie feromonów (SETER 2002). Tym samym przekazywanie różnego rodzaju informacji osobnikom znajdującym się na ich terenie

odbywałyby się przy użyciu bodźców wizualnych, akustycznych i/lub dotykowych (SENDER 2002: 549).

Możemy wyróżnić trzy morfotypy czaszek fitozaurów, będące odpowiednikiem czaszek, a tym samym ekomorfotypów, współcześnie żyjących krokodyli (HUNT 1989, WALL *et al.* w przyg.). Pierwszy to czaszki dolichorostralne o wąskim i długim rostrum przystosowane do chwytania ryb (np. u rodzaju *Mystriosuchus* i współczesnych Gavialoidea). Kolejny to czaszki brachyrostralne o szerokim i masywnym rostrum przystosowanym do polowania na duże zwierzęta (np. u rodzaju *Pseudopalatus* i współczesnych Crocodyloidea). Ostatni to czaszki altirostralne pośrednie między dwoma powyższymi typami, obecne u drapieżników mogących polować na małe (np. ryby) bądź duże (np. wymarłe roślinożerne gady lądowe z triasu, takie jak rynchozaury) ofiary (np. u rodzaju *Paleorhinus*, *Angistorhinus* i współczesnych Alligatoroidea).

### Występowanie geograficzne i czasowe

Występowanie skamieniałości Phytosauria ograniczone jest głównie do wąskiego przedziału tabeli stratygraficznej od karniku do końca retyku (ale patrz MAISCH & KAPITZKE 2010, STOCKER *et al.* 2016), co stanowi interwał czasowy ok. 30 mln lat. Najstarszym stratygraficznie okazem zaliczanym do niedawna do fitozaurów (patrz BUTLER 2013) był materiał pochodzący z niższych warstw Opponitzer niedaleko Lunz (Austria). Datuje się go na karnik (tuvalian) i do roku 2013 uważany był za synonim rodzaju *Paleorhinus*. Materiał ten, pierwotnie nazwany cf. *Francosuchus trauthi*, stanowił ogniwo łączące osady lądowe, w których występuje rodzaj *Paleorhinus* i *Parasuchus* z osadami morskimi tego samego wieku, co miało istotne znaczenie jeśli chodzi o korelację stratygraficzną późnego triasu (HUNT & LUCAS 1991, LUCAS 1998, HUNGERBÜHLER 2001b). Jednak ostatnia rewizja holotypu 'F.' *trauthi* wykazała, iż nie należał on do Phytosauria i przeniesiony został do nowoutworzonego rodzaju *Dolerosaurus* (*D. trauthi* BUTLER, 2013). Za sprawą tej zmiany problem korelacji morskich i lądowych osadów górnego triasu nadal pozostaje nierozwiązany (BUTLER 2013).

Do niedawna, starsze znaleziska, wydłużające linię ewolucyjną fitozaurów w głąb triasu, były niestety niepewne. JAEKEL (1910) wspomina o okazy nazwanym przez niego *Mesorhinosuchus fraasi*, który pochodził podobno ze środkowych warstw formacji Buntsandstein (wczesny trias, scytyk) z okolic Bernburga (Turyngia). Niestety, okaz ten został zniszczony pod koniec II Wojny Światowej na skutek działań wojennych

i niemożliwe jest zweryfikowanie jego dokładnego wieku stratygraficznego. Niemniej jednak należałoby się spodziewać odkrycia w przyszłości nieznanych obecnie taksonów należących do Phytosauria, a znacznie starszych niż karnik. Wskazywałyby na to hipotezy dotyczące powstania tej grupy we wczesnym triasie oraz niedawna zmiana jej przynależności systematycznej, zaliczająca fitozaurow do Archosauriformes, czyli taksonu siostrzanego dla Archosauria (BUTLER et al. 2011, NESBITT 2011).

Jedynym, podlegającym weryfikacji okazem, który wydłuża linię ewolucyjną fitozaurów do środkowego triasu, jest *Diandongosuchus fuyuanensis* (STOCKER et al. 2016). Okaz ten, pierwotnie opisany jako najbardziej bazalny przedstawiciel Poposauridae (LI et al. 2012), po przeprowadzeniu rewizji materiału holotypowego okazał się być najstarszym i jednocześnie najbardziej bazalnym fitozaurow, nie wykazującym jeszcze charakterystycznego dla tej grupy wydłużenia przedniej części pyska.

Znane są również znaleziska mogące świadczyć o tym, iż fitozaurow przetrwały do najniższej jury. Jedno z nich pochodzi z Chin, z prowincji Yunnan, z najniższych warstw Lufeng i są to bardzo fragmentaryczne elementy czaszkowe taksonu nazwanego *Pachysuchus imperfectus* (YOUNG 1951). Niestety, zły stan zachowania okazu oraz nieścisłości odnośnie wieku warstw Lufeng (osady te uważane były za późnotriasowe jednak obecnie uważa je się za pochodzące z najwcześniejszej jury) stawiają to znalezisko pod dużym znakiem zapytania (SUN & CUI 1986, DONG 1992, BUFFETAUT 1993, LUO & WU 1995, LUCAS 1996). Według ostatnich badań *P. imperfectus* był najprawdopodobniej przedstawicielem Sauropodomorpha (BARRETT & XU 2012).

Drugie to izolowane zęby z miejscowości Hettang-Grande z Francji (HUENE & MAUBEUGE 1954). Stanowisko, z którego pochodzą te znaleziska jest stratotypem hetangu (wczesna jura), co ucina wszelkie spekulacje na temat wieku osadów tam się znajdujących. Jednak duże prawdopodobieństwo redepozycji wspomnianych zębów z osadów późnotriasowych i niepewność co do ich przynależności systematycznej nie pozwalają uznać ich ze stuprocentową pewnością za wczesnojurajskie i/lub należące do fitozaura (BUFFETAUT 1993, BARRETT & XU 2012).

Z Francji pochodzi również takson „*Megalosaurus*” *terquemi* GERVAIS, 1859 znaleziony w Lotaryngii w pobliżu rzeki Mozeli. Został on opisany na podstawie zębów i początkowo był uznany za dinozaura drapieżnego. BUFFETAUT et al. (1991) stwierdzili jednak, że gatunek „*M.*” *terquemi* może wcale nie należeć do Theropoda (ani nawet do Dinosauria) a być może reprezentuje szczątki jednego z najmłodszych geologicznie fitozaurów. Holotyp jest jednak na tyle fragmentaryczny i podobnie jak w przypadku

zębów opisanych przez HUENE & MAUBEUGE (1954) jest niejasne czy nie został on redeponowany z warstw górnego triasu, co czyni niemożliwym dokładne określenie przynależności systematycznej oraz wieku okazu. Pozostaje on w związku z tym taksonem o niepewnej pozycji filogenetycznej i biorąc pod uwagę brak formalnego opisu w pracy GERVAISA (1859) „*Megalosaurus*” *terquemi* powinno się traktować jako *nomen dubium* (HOLTZ *et al.* 2004, WEISHAMPEL *et al.* 2004).

Niedawno MAISCH & KAPITZKE (2010) opisali fragmenty żuchwy pochodzące z osadów najniższej jury (najniższy hetang) Wielkiej Brytanii (Watchet, Somerset). Materiał ten zaliczony został do Phytosauria, wykazując duże podobieństwo do rodzaju *Myrstriosuchus*, co czyniłoby go najmłodszym geologicznie i pierwszym fitozaurowym wydłużającym linię ewolucyjną tej grupy do najniższej jury. Okaz pochodzi z warstw leżących poniżej poziomu zawierającego amonita *Psiloceras planorbis*, którego obecność do niedawna wyznaczała początek warstw wieku jurajskiego (NESBITT 2010), jednak ostatnio zaproponowane koncepcje granicy T/J potwierdzałyby datowanie tego okazu przez MAISCH & KAPITZKE (2010) (patrz PAGE *et al.* 2010).

Przedstawiciele omawianej grupy rozprzestrzenieni byli w późnym trasie praktycznie na całej kuli ziemskiej, szczególnie jeśli chodzi o najstarsze znane taksony, takie jak *Paleorhinus* i *Parasuchus* (**Ryc. 1**). Materiał fitozaurowy został znaleziony w różnych późnotriasowych formacjach praktycznie z każdego rejonu kuli ziemskiej. Skamieniałe szczątki tej grupy pochodzą z Europy, Azji, Ameryki Północnej i Południowej, Afryki, Madagaskaru oraz Grenlandii (MEYER 1861, LYDEKKER 1885, DUTUIT 1977, BUFFETAUT & IGNAVAT 1982, RENESTO & PAGANONI 1998, BURMEISTER 2000, DZIK 2001, KISCHLAT & LUCAS 2003, ZEIGLER *et al.* 2003, BRUSATTE *et al.* 2013, STOCKER & BUTLER 2013).

Krótki interwał czasu geologicznego, z jakiego znamy skamieniałości Phytosauria, razem z ich globalnym rozprzestrzenieniem i dość szybkim tempem ewolucji grupy umożliwiły zastosowanie fitozaurów jako narzędzia w biostratygrafii (HUNT & LUCAS 1991).

### *Pochodzenie ewolucyjne Phytosauria*

Najbardziej bazalnymi formami w obrębie Phytosauria są obecnie, występujące w osadach tego samego wieku (karnik), rodzaje *Paleorhinus* i *Parasuchus* oraz *Angistorhinus* (WILLISTON 1904, MEHL 1913, BALLEW 1989), jak również, zidentyfikowany niedawno jako należący do Phytosauria, środkowotriasowy *Diandongosuchus* (STOCKER

et al. 2016). Oprócz nich, brak niestety jakichkolwiek bezspornych, starszych taksonów, które mogłyby dać początek linii ewolucyjnej fitozaurów. Taksonem uważanym przez niektórych za spokrewnioną z fitozaurami formę, która mogłaby zapoczątkować wyodrębnianie się kladu Phytosauria jest *Proterochampsia barrionuevoi* (WALKER 1968) pochodząca z Formacji Ischigualasto (Argentyna). Początkowo materiał reprezentujący ten takson uważany był za bazalnego krokodyla (REIG 1959, SILL 1967), jednak na podstawie swoich badań WALKER (1968) stwierdził, iż należałoby go traktować jako formę wyjściową dla wszystkich Phytosauria. Przedstawione dowody nie są jednak bezsprzeczne (patrz BONAPARTE 1971, ROMER 1971, PARRISH 1993, DILKES & ARCUCCI 2012) i hipoteza WALKERA nie może być traktowana jako obowiązująca.

## 5. POŁOŻENIE SYSTEMATYCZNE MATERIAŁU KRASIEJOWSKIEGO

Pokrewieństwa filogenetyczne w obrębie Phytosauria stanowią problem dla badaczy tej grupy od momentu odkrycia pierwszych szczątków w XIX wieku. W roku 1962 GREGORY opublikował pracę rewidującą znane wówczas taksony i zaproponował prosty schemat ewolucji grupy oparty na obserwacjach morfologicznych i implikacjach jakie ze sobą niosą, a nie na metodach numerycznych.

Kolejną pracę próbującą rozwikłać stosunki filogenetyczne Phytosauria było opracowanie, które przedstawiła BALLEW (1989). Publikacja dotyczyła jedynie materiału ze Stanów Zjednoczonych i bazowała na analizie kladystycznej przeprowadzonej przy użyciu programu PAUP (dokładnie PAUP 2.2; patrz BALLEW 1989: 315).

Na kolejne wyniki badań próbujących rozwikłać zawłośc systematyki fitozaurów trzeba było czekać do roku 2002 kiedy HUNGERBÜHLER poddał rewizji rodzaj *Mystriosuchus*. Analiza kladystyczna przedstawiona przez autora tej pracy dotyczyła jedynie bardziej zaawansowanych Pseudopalatinae, pozostawiając pokrewieństwa filogenetyczne podstawy drzewa rodowego fitozaurów nierozstrzygnięte (bazalne fitozaurowy reprezentowane są w tej analizie tylko przez gatunek *Ebrachosuchus neukami*; patrz HUNGERBÜHLER 2002: text-fig. 11).

Niedawno opublikowany artykuł opisujący nowy gatunek fitozaura ze Stanów Zjednoczonych (STOCKER 2010) zawiera analizę kladystyczną grupy rozważając również bazalne taksony takie jak rodzaje *Paleorhinus* i *Angistorhinus* (STOCKER 2010: text-fig. 11). Autorka jako pierwsza poparła hipotezę mówiącą o parafiletyczności rodzaju *Paleorhinus* (patrz np. IRMIS 2005) analizą kladystyczną, oznaczając jako najbardziej bazalny gatunek *Wannia scurriensis* (ale patrz STOCKER *et al.* 2016).

Przynależność opisywanego materiału z Polski do Phytosauria jest bezdyskusyjna, co jest poparte stwierdzeniem występowania następujących cech:

za BALLEW 1989

- wydłużenie w kierunku tylnym kości przedszczękowych,
- nozdrza zewnętrzne nie umieszczone w rejonie końca przedniego czaszki,
- kości nosowe tworzące brzegi nozdrzy zewnętrznych, oprócz miejsc gdzie występuje kość przegrodowo-szczękowa,

za SERENO 1991

- grzbieto-brzusznie spłaszczona czaszka z częścią potyliczną dwa razy dłuższą niż wyższą,
- wydłużone kości przedszczękowe tworzące rostrum,
- nozdrza zewnętrzne i oczodoły zlokalizowane na górze czaszki,
- kość kwadratowo-jarzmowa mniej więcej trójkątna w widoku z boku,
- kości nosowe rozbudowane w kierunku przednim,
- obecność kości przegrodowo-szczękowej,
- półksiężycowata kość krucza,

za LONG & MURRY 1995

- czaszka wydłużona i spłaszczona grzbieto-brzusznie,
- część potyliczna czaszki dwa razy szersza niż wyższa,
- silnie wydłużone kości przedszczękowe tworzące rostrum,
- kość przedszczękowa kontaktuje się z kością podniebienną (ale patrz *Diagnoza* w tym rozdziale oraz rozdział *Osteologia*),
- kości nosowe obejmujące nozdrza zewnętrzne,
- nozdrza zewnętrzne zlokalizowane mniej więcej w połowie czaszki,
- dolne (boczne) okno skroniowe silnie powiększone,
- obecność kości przegrodowo-szczękowej.

Okazy pochodzące z osadów późnotriasowych Krasiejowa z pewnością możemy również zaliczyć do rodzaju *Parasuchus*, na co wskazują następujące cechy:

za BALLEW 1989

- nozdrza zewnętrzne zwrócone w stronę przednią pyska,
- oczodoły skierowane w górę,
- tylna krawędź nozdrzy zewnętrznych zlokalizowana dokładnie nad bądź nieznacznie z przodu w stosunku do okien przedoczodołowych,

za HUNT & LUCAS 1991

- nozdrza zewnętrzne zlokalizowane przed zagłębieniami przedoczodołowymi,
- krawędź grzbietowa obrzeżenia nozdrzy zewnętrznych skierowana w stronę przednią pyska,
- duże otwory na kości kwadratowej,

za LONG & MURRY 1995

Poniższe cechy według autorów to synapomorfie rodziny Paleorhininae obejmującej rodzaje *Paleorhinus* i *Arganarhinus*, jednak odkąd rodzaj *Arganarhinus* uznano za młodocianego fitozaura, którego nie można zaklasyfikować do rodzaju *Paleorhinus* (FARA & HUNGERBÜHLER 2000) cechy te to apomorfie rodzaju *Paleorhinus*;

cechy dotyczące rozmiaru oczodołów, wielkości okien przedoczodołowych oraz dolnych/bocznych okien skroniowych rozdzielające rodzaje *Paleorhinus* i *Arganarhinus* są kontrolowane ontogenetycznie i nie można ich brać pod uwagę przy wydzielaniu nowych taksonów (patrz *Allometria*); cecha odnosząca się do braku kontaktu kości jarzmowej z oknem przedoczodołowym u rodzaju *Arganarhinus* również nie może być brana pod uwagę ze względu na brak możliwości obserwowania przebiegu większości szwów czaszki u okazu z formacji Argana (obserwacje własne; patrz również FARA & HUNGERBÜHLER 2000: fig. 1).

- nozdrza zewnętrzne zlokalizowane z przodu w stosunku do okien przedoczodołowych,
- oczodoły skierowane do góry bądź do góry i na boki,
- tylna krawędź górnych okien skroniowych zlokalizowana na poziomie dachu czaszki,
- mały tylny wyrostek kości łuskowej,
- niska kość kwadratowa,
- długa zanosowa część czaszki,
- długie przestrzenie pomiędzy kośćmi skrzydłowymi,
- wąska belka zaoczodołowo-łuskowa,
- dach czaszki delikatnie urzeźbiony,



Kombinacja cech okazów *Parasuchus* z Krasiejowa wskazuje na to, że należą one do nowego gatunku, przedstawionego poniżej, zbliżonego do *P. hislopi* i *P. bransoni* oraz blisko spokrewnionego z *P. angustifrons* z późnego triasu Frankonii.

## 5.1 SYSTEMATYKA

Archosauriformes GAUTHIER, 1986

Phytosauria JAEGER, 1928

*Parasuchus* LYDEKKER, 1885

*Parasuchus agnetis* sp. nov.

### **Ryc. 2-32**

#### *Pochodzenie nazwy:*

Łacińskie słowo *Agnes* oznacza Agnieszka. Poprzez nazwę gatunkową chciałbym uhonorować moją żonę Agnieszkę Bronowicz i podziękować jej za wsparcie, jakiego udzielała mi podczas przygotowywania rozprawy doktorskiej, szczególnie podczas samego końca prac, który wymagał wzmożonego wysiłku.

#### *Lokalizacja:*

Krasiejów koło Ozimka, Śląsk Opolski, Polska.

#### *Horyzont:*

Późny trias (karnik), najprawdopodobniej warstwy drawnieńskie korelowalne z niemieckimi warstwami Lehrberg (DZIK *et al.* 2000, DZIK & SULEJ 2007 ale patrz SZULC 2005).

#### *Holotyp:*

ZPAL Ab III 200, prawie kompletna czaszka będąca w kolekcji Instytutu Paleobiologii PAN, a znajdująca się na wystawie w Muzeum Ewolucji IP PAN.

### Paratypy:

ZPAL Ab III 112, prawie kompletna czaszka z żuchwą oraz elementami przedniej części tułowia młodocianego osobnika; ZPAL Ab III 1943, prawie kompletna czaszka dorosłego osobnika.

### Diagnoza:

Nienależący do Phytosauridae fitozaur pośredni pomiędzy gatunkami *P. bransoni* a *P. hislopi* i spokrewniony z *P. angustifrons*, oznaczony na podstawie specyficznej kombinacji cech: **(1)** koniec przedni rostrum wykształcony w postaci półowalnej struktury, wykazującej lekkie boczne spłaszczenie, z czterema zębodołami w jednej kości przedszczękowej jak u *P. bransoni* (gatunek ten, pomimo podobnego kształtu, został zrekonstruowany z trzema zębodołami; LEES 1907: fig. 2) (*contra* koniec rostrum rozbudowany na boki ze ściętą prostopadle do osi długiej rostrum krawędzią przednią u *P. hislopi*); **(2)** kość jarzmowa mająca większy udział w tworzeniu brzusznej krawędzi oczodołu dzięki średniej długości wyrostkowi jarzmowemu kości zaoczodołowej jak u *P. hislopi* (*contra* kość jarzmowa tworząca jedynie niewielki fragment brzusznej krawędzi oczodołu dzięki wydłużeniu wyrostka jarzmowego kości zaoczodołowej u *P. bransoni*); **(3)** w widoku od góry nierozbudowane w części przedniej dolne/boczne okno skroniowe jak u *P. hislopi* (*contra* rozbudowana przednia część dolnego/bocznego okna skroniowego w widoku z góry u *P. bransoni*); **(4)** duże zewnętrzne okno żuchwy oraz tylna część kości zębowej tworząca dwugałęzisty wyrostek obejmujący mniej więcej połowę przednią okna u materiału ZPAL (*contra* niewielkie, zlokalizowane w okolicy brzusznej krawędzi szczęki dolnej zewnętrzne okno żuchwy u *P. hislopi* z kością zębową obejmującą jedynie niewielką część tego otworu); **(5)** nozdrza wewnętrzne nie przesunięte w stronę końca tylnego rostrum jak u *P. bransoni* (*contra* *P. hislopi*, u którego nozdrza wewnętrzne są zlokalizowane bliżej w stronę rostrum); **(6)** średniej długości wyrostek ciemieniowy kości zaoczodołowej jak u *P. hislopi* (*contra* krótki wyrostek ciemieniowy kości zaoczodołowej u *P. bransoni*); **(7)** kość przegrodowo-szczękowa tworząca razem z kośćmi nosowymi przegrodę dla nozdrzy zewnętrznych (kontakt obu kości na wysokości mniej więcej 1/3 długości przegrody nosowej licząc od krańców przednich nozdrzy zewnętrznych) jak u gatunków *P. hislopi* i *P. bransoni*; **(8)** nieznacznie krótszy wyrostek łuskowy kości zaoczodołowej w porównaniu do *P. hislopi* i *P. bransoni*; **(9)** okno podoczodołowe wydłużone w kierunku przednio-

tylnym i lekko łukowato wygięte w stronę przyśrodkową contra mniej wydłużone okno u *P. hislopi* i bardziej zredukowane u gatunku *P. bransoni*; **(10)** brak kontaktu kości podniebiennej z kością przedszczękową jak u *P. angustifrons* (contra *P. bransoni* i *P. hislopi*); **(11)** inny kształt okna podoczodołowego (lekko wygięte w stronę przyśrodkową u *P. agnetis* oraz L-kształtne u *P. angustifrons*); **(12)** nozdrza wewnętrzne (bardziej owalne z zaokrąglonymi tylnymi końcami u *P. agnetis* oraz bardziej przyśrodkowo-bocznie spłaszczone ze szpiczastymi tylnymi końcami u *P. angustifrons*) oraz **(13)** proporcje długości rostrum (stosunek długości rostrum (RL) do długości zanosowej części czaszki (PNL) u *P. agnetis*, a także *P. bransoni* i *P. hislopi*, jest mniej więcej jednakowy, natomiast rostrum jest wyraźnie dłuższe u gatunku *P. angustifrons*)

### Dyskusja:

W pierwszej połowie XX wieku KUHN (1932, 1936) opisał nowe taksony fitozaurów z późnotriasowych osadów formacji Blasensandstein z Ebrach (Frankonia). Łącznie ustanowił dwa rodzaje, *Ebrachosuchus* i *Francosuchus*, w obrębie których powołał cztery nowe gatunki – *F. angustifrons*, *F. broili*, *F. latus* i *E. neukami*. GREGORY (1962) uznał rodzaje *Francosuchus* i *Ebrachosuchus* za synonimy, uznając za ważne gatunki *F. broili* i *E. neukami*. HUNT & LUCAS (1991) uznali za ważny jedynie gatunek *E. neukami* a resztę materiału z Ebrach za *Paleorhinus* sp. LONG & MURRY (1995) podzielili w większości pogląd przedstawiony przez HUNTA & LUCASA (1991), sugerując jednocześnie, że prawdopodobnie *E. neukami* stanowi młodszy synonim *F. broili*, a wszystkie okazy z Ebrach powinny być uznane za *Paleorhinus broili*.

Najnowsze badania nad bazalnymi formami europejskich fitozaurów (BUTLER *et al.* 2013) wykazały odmienną przynależność i wzajemne pokrewieństwa filogenetyczne wyżej wymienionych taksonów od poglądów postulowanych do tej pory. Według BUTLERA *et al.* (2013) gatunki '*F. broili*' i '*F. latus*', ze względu na niedostateczną możliwość przebadania okazów na skutek działań wojennych ostatniej wojny światowej, należy uznać za *nomen dubium*. Gatunek '*F. angustifrons*', na podstawie cech morfologicznych okazu, został zaliczony do rodzaju *Paleorhinus* jako *P. angustifrons*. Gatunek *Ebrachosuchus neukami* okazał się być nieco bardziej zaawansowany w stosunku do pozostałych taksonów z Niemiec i jako bliższy Phytosauridae nadal powinien pozostać w obrębie oddzielnego rodzaju i gatunku. Jedynie w przypadku gatunku '*Francosuchus trauthi*' cechy zaobserwowane na holotypie wykazały, iż nie należy zaliczać go w obręb

Phytosauria i jako odrębny takson, *Dolerosaurus trauthi*, powinien być traktowany jako diapsyd o niepewnej przynależności systematycznej (BUTLER 2013). Na podstawie podobieństw niektórych cech anatomicznych (patrz Diagnoza) uznaję gatunek *P. agnetis* sp. nov. za blisko spokrewniony z *P. angustifrons*.

Polski materiał nie zalicza się do jednego z najbardziej bazalnych obecnie, wg STOCKER (2010), gatunku *P. scurriensis* LANGSTON, 1949, gdyż ten ostatni posiada dłuższą część zanosową czaszki w stosunku do jej części przednosowej (GREGORY 1962: fig. 2D), nie wykazuje udziału kości przegrodowo-szczękowej w tworzeniu przegrody nozdrzy zewnętrznych (STOCKER 2010). Dodatkowo, analiza kladystyczna wykonana przez STOCKER (2010) pokazuje parafiletyczność rodzaju *Parasuchus* i sam gatunek *P. scurriensis* jest traktowany przez autorkę jako należący najprawdopodobniej do innego rodzaju.

Okazów z Krasiejowa nie możemy również oznaczyć jako gatunek *P. ehleresi* CASE, 1922 głównie na podstawie różnicy polegającej na wyraźnie krótszej części zanosowej czaszki do silnie wydłużonej części przednosowej tego gatunku (CASE 1922: pl. 11). Według autora, różny jest również układ szwów dachu czaszki, jednak biorąc pod uwagę stosunkowo zły stan zachowania okazu (LONG & MURRY 1995: 36 i fig. 23B) rekonstrukcja ich przebiegu stoi pod znakiem zapytania.

Gatunek *P. sawini* LONG & MURRY, 1995, ustanowiony m. in. na podstawie masywnego i krótkiego rostrum, wyraźnie wypukłej brzusznej krawędzi kości szczękowej, powiększonej tylnej części kości przedszczękowej, nie jest brany pod uwagę, gdyż jak pokazuje czaszka o numerze ZPAL Ab III 1943 cechy te mogą być kontrolowane poprzez ontogenezę i/lub dymorfizm płciowy.

Najśluszniejszym rozwiązaniem wydaje się zaliczenie materiału z Polski do nowego gatunku z rodzaju *Parasuchus*. Oprócz cech charakterystycznych dla gatunku *P. bransoni* fitozaurów krasiejowskie wykazują również cechy obecne u indyjskiego taksonu *P. hislopi*, jak również okazów z Frankonii (patrz Diagnoza). Świadczy to, iż *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa należy traktować jako pośredni pomiędzy populacją północnoamerykańską a indyjską i przypuszczalnie blisko spokrewniony z *P. angustifrons*.

W dyskusji na temat pozycji systematycznej fitozaurów ze stanowiska w Krasiejowie nie można pominąć enigmatycznego taksonu „*Zanclodon*” *arenaceus* FRAAS, 1896.

„*Zanclodon*” *arenaceus* FRAAS, 1896

„*Zanclodon*” *arenaceus* to takson opisany na podstawie fragmentarycznego materiału kopalnego z okolic Stuttgartu. Stanowi on część kolekcji paleontologicznej Staatliches Museum für Naturkunde (opisany jest numerem katalogowym SMNS 80737). Holotyp i jedyny okaz tego taksonu pochodzi z późnotriasowej formacji Schilfsandstein (karnik, najprawdopodobniej późny wczesny karnik; patrz dyskusja na temat pochodzenia opisywanego taksonu i jego wieku w HUNGERBÜHLER 2001) z Feuerbacher Heide. Jest on jak do tej pory enigmatycznym taksonem, uważanym przez niektórych badaczy za jednego z najwcześniejszych fitozaurów (HUENE 1902, WESTPHAL 1976, GREGORY 1969). W oryginalnej pracy FRAAS (1896) powołał ten takson, interpretując go jako przedstawiciela najwcześniejszych dinozaurów, nie popierając jednak swojego oznaczenia dokładnym opisem ani ilustracjami (*fide* HUNGERBÜHLER 2001: 97). Późniejsi badacze, zaczynając od HUENE (1902) uważali ten takson za należący do kladu Phytosauria, synonimizując go z takimi rodzajami jak *Belodon* czy *Phytosaurus* lub opisując jako fitozaura ogólnie (patrz rozdział *Systematic palaeontology* w HUNGERBÜHLER 2001: 99). Dokładnego opisu tego taksonu dostarczył dopiero HUNGERBÜHLER (2001), zamieszczając w swojej pracy zarówno zdjęcia jak i rysunki okazu SMNS 80737 porównując go do przedstawicieli Phytosauria oraz innych archozaurów. Dokładne prześledzenie wykształcenia cech widocznych na omawianym okazie doprowadziło autora do oznaczenia taksonu „*Zanclodon*” *arenaceus* jako Archosauria *incertae sedis* (HUNGERBÜHLER 2001).

Niedawno DZIK & SULEJ (2007), w swojej rewizji kopalnej flory i fauny z Krasiejowa, na podstawie porównań budowy anatomicznej oraz współistnienia tego samego gatunku płaza z rodzaju *Metoposaurus* w niemieckim (Feuerbacher Heide Schilfsandstein) i polskim (Krasiejów) stanowisku, wykazali istnienie pewnych podobieństw pomiędzy „*Zanclodon*” *arenaceus* a okazami z polskiej populacji fitozaurów. Biorąc jednak pod uwagę niekompletność okazu niemieckiego i jego nienajlepszy stan zachowania zaproponowali aby fitozaurowy z krasiejowskiej populacji zaliczyć do taksonu *Paleorhinus* cf. *arenaceus*. Stanowi to jednak odmienny pogląd od tego, który prezentuje HUNGERBÜHLER (2001), co każe traktować nam gatunek „*Zanclodon*” *arenaceus* jako takson o niepewnej pozycji systematycznej.

Ponieważ powyższy okaz ma duże znaczenie dla określenia przynależności gatunkowej krasiejowskiego rodzaju fitozaura, poniżej przedstawiam opis materiału

paleontologicznego „*Zanclodon*” *arenaceus* wykonany na podstawie własnych obserwacji okazu SMNS 80737 podczas wizyty w Staatliches Museum für Naturkunde w Stuttgarcie w 2008 roku. Celem tego podrozdziału nie jest ponowna rewizja cech anatomicznych okazu z Feuerbacher Heide pod kątem przynależności do jednego z kładów wewnątrz Archosauria, a weryfikacja poglądu mówiącego iż polski rodzaj fitozaura należy najprawdopodobniej do tego samego gatunku co „*Zanclodon*” *arenaceus* (DZIK & SULEJ 2007).

### Opis okazu SMNS 80737 „*Zanclodon*” *arenaceus*

Okaz oznaczony jako „*Zanclodon*” *arenaceus* to mniej więcej 23-centymetrowy fragment lewej i prawej żuchwy zachowanych w okolicy spojenia. Okaz pochodzi z formacji Schilfsandstein datowanej na późny trias (karnik). Dokładna lokalizacja znalezienia materiału to Feuerbacher Heide leżąca obecnie na przedmieściach Stuttgartu (Niemcy). Materiał holotypowy i jak dotąd jedyny znajduje się w kolekcji Staatliches Museum für Naturkunde w Stuttgarcie i jest opisany numerem katalogowym SMNS 80737. Okaz jest niekompletny (brakuje przede wszystkim przedniej części żuchwy i okolic stawu do połączenia z czaszką) i stosunkowo słabo zachowany. Widoczne jest boczne spłaszczenie oraz liczne pęknięcia i ubytki. Powierzchnia zewnętrzna lewej żuchwy, na odcinku ok. 85mm od końca przedniego okazu idąc w stronę tylną jest prawie kompletnie zerodowana. Zachowała się jedynie brzuszna część tego fragmentu. Pozostała część lewej żuchwy posiada zachowaną powierzchnię boczną wraz z połamanymi zębami tkwiącymi w zębodołach. Widoczne są natomiast ubytki w jej tylno-brzusznym krańcu, gdzie naklejona jest oryginalna karteczka opisująca ten okaz jako '*Belodon Kapffi*' (pisownia nazwy gatunkowej oryginalna !) pochodzący z Calamitensandstein (synonim Schilfsandstein; HUNGERBÜHLER 2001: 98). Prawa żuchwa wydaje się być lepiej zachowana ze względu na mniejsze ubytki zewnętrznej powierzchni kości. Niemniej jednak widoczne są pewne braki kości na brzusznej stronie. Na powierzchni bocznej tylnej połowy zachowanego fragmentu prawej żuchwy widoczne jest owalne zagłębienie długości ok. 60mm rozpoczynające się poniżej przedostatniego zęba zachowanego na tejże żuchwie. Górna krawędź tego zagłębienia jest lepiej widoczna i biegnie ok. 18mm poniżej grzbietowej krawędzi żuchwy. Dolna krawędź opisywanego zagłębienia nie jest już tak łatwo identyfikowalna z powodu uszkodzeń lub braków kości. Przednia, najbardziej wysunięta w stronę

przednią część tego zagłębienia jest zaokrąglona i wysoka na ok. 10mm. Krawędź opisywanej struktury w tym miejscu również nie jest dobrze widoczna. Całość zagłębienia wyściela mocno zniszczona kość zinterpretowana przez HUNGERBÜHLERA (2001: 101) jako kość płatowa (*spleniale*). Samo zagłębienie natomiast jest przez niego uważane za okno żuchwy.

Na okazie SMNS 80737 obserwujemy 14-15 zębodołów, w których osadzonych jest 5 kompletniejszych zębów (jedynie ich czubki są ułamane), 2 korony zębów ułamane mniej więcej w połowie oraz kilka niewyrzniętych do końca zębów i korzenie z ułamanymi koronami. Ząbkowanie krawędzi nie jest zauważalne (ale patrz HUNGERBÜHLER 2001: 101). Najważniejszą cechą, z punktu widzenia tego podrozdziału, jest przekrój poprzeczny zębów. Wszystkie zachowane zęby taksonu „*Zanclodon*” *arenaceus* wykazują silne boczne spłaszczenie, co skutkuje przekrojem poprzecznym kształtu soczewkowatego. Zarówno strona dowargowa jak i dojęzykowa zębów jest tak samo wykształcona dając w rezultacie symetryczny przekrój.

## Dyskusja

Jednym z ważniejszych argumentów w dyskusji na temat synonimizacji polskiego materiału fitozaurowego z „*Z.*” *arenaceus* jest morfologia zębów tych form. Zęby większości fitozaurów, w tym bazalnych taksonów takich jak *Parasuchus*, są owalne w przekroju i często niesymetryczne ze słabiej wybrzuszoną (a nawet delikatnie wklęsłą) stroną dojęzykową i wyraźnie wypukłą stroną dowargową (HUNGERBÜHLER 2000, 2001b, 2002). Powyższy opis wyraźnie mówi, iż zęby okazu z Feuerbacher Heide są silnie bocznie spłaszczone o soczewkowatym przekroju poprzecznym. Boczne spłaszczenie występuje u rodzaju *Parasuchus* jedynie na zębach o trójkątnym pokroju z tylnej części żuchwy, jednak nawet wtedy przekrój poprzeczny jest asymetryczny. Zęby „*Z.*” *arenaceus* są raczej smukłe i długie i jeśli miałyby należeć do fitozaura powinniśmy spodziewać się przekroju niesymetrycznego.

Jak wspomniano wyżej, w opisie okazu SMNS 80737, wykazuje on boczne spłaszczenie. Nie było ono jednak na tyle silne, aby w znaczący sposób zmienić morfologię zębów od typowo fitozaurowego modelu do obserwowanego obecnie na omawianym okazie. Jeśli kompresja boczna byłaby na tyle silna aby w ten sposób wpłynąć na ogólną morfologię uzębienia, automatycznie zachowana kość żuchwy uległaby silniejszemu spłaszczeniu i zniszczeniu w stopniu o wiele większym niż

obserwujemy to na okazie. Trudno sobie wyobrazić aby przyłożona siła działała w sposób wybiórczy na elementy tak blisko siebie ustawione. Jeśli jednak rzeczywiście to boczne spłaszczenie jest odpowiedzialne za soczewkowaty przekrój zębów „Z.” *arenaceus* wtedy i tak należałoby się spodziewać różnic w grubości strony dojęzykowej i dowargowej, które nie są obserwowalne. Kariny widoczne na poszczególnych zębach wyraźnie wskazują na to, iż obie części zębów były mniej więcej symetryczne.

Kolejną ważną cechą anatomiczną jest zagłębienie na bocznej stronie prawej żuchwy uważane przez niektórych za okno żuchwy. Jak wspomniałem w powyższym opisie struktura ta jest stosunkowo słabo widoczna ze względu na erozję bocznej strony kości. Jeżeli faktycznie jest ona oknem żuchwy, to odległość jej przedniego końca od tylnej krawędzi spojenia żuchwy (ok. 20mm) wskazywałaby na to, że okno to mogło być wyjątkowo długie i część stawowa musiałaby być wtedy oddalona stosunkowo daleko od spojenia. Potwierdzałoby to sugestię synonimizacji „Z.” *arenaceus* i fitozaura z Krasiejowa zaproponowaną przez DZIK & SULEJ 2007. Jednak ilustracja przedstawiona przez autorów (DZIK & SULEJ 2007: fig. 10) wyraźnie pokazuje, iż odległość przedniego końca okna żuchwy do tylnego krańca spojenia jest wyraźnie większa niż 20mm obserwowane u „Z.” *arenaceus*. Zwiększanie się tej odległości mogłoby być cechą ontogenetyczną zależną od stopnia rozwoju osobniczego danego osobnika, jednak wspomniana ilustracja (DZIK & SULEJ 2007: fig. 10) pokazuje czaszkę wraz z żuchwą osobnika prawie dorosłego, porównywalnego rozmiarami z holotypem „Z.” *arenaceus*.

Drugie rozwiązanie może być takie, że część stawowa żuchwy znajdowałaby się niedaleko w stronę tylną od spojenia i cała żuchwa (głównie jej część pomiędzy tylnym końcem żuchwy a tylnym końcem spojenia) byłaby wyraźnie krótsza niż u fitozaurów zaczynając od rodzaju *Paleorhinus*. Samo spojenie byłoby wtedy dość długie jak na niefitozaurowe archozaury (patrz np. GOW 2000, SUES et al. 2003, NESBITT 2005).

Możliwe też, że miejsce interpretowane jako zagłębienie/okno żuchwy jest jedynie zniszczonym powierzchniowo fragmentem kości zębowej (krawędzie okien żuchwy u fitozaurów i innych archozaurów są zwykle lepiej oznaczalne, co nie wyklucza jednak odpowiedniego stopnia erozji okazu, który mógłby wpłynąć na taki wygląd omawianej struktury jak u „Z.” *arenaceus*). Cechą wspólną tej struktury z innymi przedstawicielami Phytosauria jest fakt, iż przednia część okna żuchwy kontynuuje się pod tylną krawędź żuchwy z zębami, jednak nigdy nie zbliża się do spojenia w takim stopniu jak to ma miejsce u „Z.” *arenaceus*.



Istotny jest także ogólny kształt kości zębowej materiału SMNS 80737, a dokładnie jej wysokość na przeciwległych krańcach okazu. Krawędź brzuszna tej kości jest dość wyraźnie nachylona w kierunku tylno-brzusznym dając w rezultacie znaczące różnice w wysokości tej kości na jej tylnym (~65mm) i przednim (~18mm) końcu. Mogłoby to sugerować, że koniec przedni żuchwy był stosunkowo niedaleko od końca przedniego okazu. Krawędź brzuszna żuchwy fitozaurów z Polski jest ustawiona bardziej połogo, dzięki czemu różnice wysokości kości zębowej na fragmencie odpowiadającym okazowi SMNS 80737 nie są tak znaczne (DZIK & SULEJ 2007: fig. 10).

Na podstawie powyższych obserwacji widać, iż nie można synonimizować polskiego rodzaju z „*Zanclodon*” *arenaceus*.

## 6. OSTEOLOGIA

Polska kolekcja okazów należących do rodzaju *Parasuchus* z późnotriasowego stanowiska w Krasiejowie jest jedną z najbogatszych na świecie jeśli chodzi o skamieniałe szczątki gadów zaliczanych do Phytosauria. W zbiorach Instytutu Paleobiologii PAN (główna część kolekcji) oraz Uniwersytetu Opolskiego znajduje się obecnie około 200 różnych okazów reprezentujących elementy prawie wszystkich partii szkieletu tych gadów. Wart podkreślenia jest fakt, iż okazy ze zbiorów obu instytucji naukowych reprezentują osobniki na różnym etapie ontogenezy (rozwoju osobniczego) co czyni je wyjątkowymi na skalę światową, umożliwiając przyjrzenie się zmianom, jakie następowały podczas wzrostu w polskiej populacji rodzaju *Parasuchus*. Większość skamieniałości to izolowane elementy szkieletowe, niemniej jednak dostępnych jest kilka artykułowanych okazów pozwalających lepiej zrozumieć budowę anatomiczną tej grupy.

Poszczególne kości reprezentujące różne partie szkieletu rodzaju *Parasuchus* zostały zidentyfikowane na podstawie porównań do artykułowanych materiałów gatunku *Parasuchus hislopi* LYDEKKER, 1885 z późnotriasowej Formacji Maleri z Indii (CHATTERJEE 1978) oraz do innych okazów, zarówno różnych gatunków rodzaju *Paleorhinus* (LEES 1907, HUNT & LUCAS 1991, FARA & HUNGERBÜHLER 2000, KIMMIG 2009, obserwacje własne) jak i innych rodzajów z obrębu Phytosauria – *Machaeroprotopus gregorii* (COLBERT 1947), *Mystriosuchus planirostris* (MCGREGOR 1906, RENESTO & PAGANONI 1998, RENESTO & LOMBARDO 1999, GOZZI & RENESTO 2003, obserwacje własne), *Mystriosuchus westphali* (HUNGERBÜHLER 2002), *Nicrosaurus kapffi* (HUNGERBÜHLER 2000, obserwacje własne), *Redondasaurus* n. sp. (CHAVEZ 2010), *Rutiodon carolinensis* (MCGREGOR 1906, COLBERT 1947).

Dodatkowo wszystkie materiały zostały porównane do pozostałych, wybranych przedstawicieli Archosauromorpha (**Tab. 1**), takich jak *Arganasuchus dutuiti* (JALIL & PEYER 2007), *Arizonasaurus babbitti* (NESBITT 2005), *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER 1999, 2002, GOWER & SCHOCH 2009), *Erythrosuchus africanus* (CRUICKSHANK 1978), *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ 2005, BRUSATTE *et al.* 2009, obserwacje własne), *Poposaurus gracilis* (WEINBAUM & HUNGERBÜHLER 2007), *Postosuchus kirkpatricki* (CHATTERJEE 1985), *Silesaurus opolensis* (DZIK 2003, PIECHOWSKI & DZIK 2010, obserwacje własne), *Stagonolepis olenkae* (SULEJ 2009, obserwacje własne), *Turfanosuchus dabanensis* (WU & RUSSELL 2001), celem przyjrzenia się różnicom w budowie anatomicznej poszczególnych elementów szkieletu w stosunku do Phytosauria, w szczególności do rodzaju *Parasuchus*.

## 6.1 SZKIELET OSIOWY

Większość materiałów stanowiących poszczególne kręgi szkieletu osiowego fitozaurów z rodzaju *Parasuchus* z Krasiejowa to izolowane okazy, często pozbawione łuków bądź innych elementów. Uniemożliwia to dokładną interpretację liczby kręgów w poszczególnych odcinkach kręgosłupa oraz ich wzajemnych relacje wielkości względem siebie i pozostałych partii szkieletu osiowego. Niemniej jednak w kolekcji Instytutu Paleobiologii PAN znajduje się kilka artykułowanych okazów pozwalających przyjrzeć się bliżej wycinkom niektórych fragmentów kręgosłupa.

### Kręg obrotnik (*Axis*)

Najkompletniejszym kręgiem obrotnikiem należącym do *P. agnetis* sp. nov. jest kręg wchodzący w skład artykułowanej serii odcinka szyjnego znajdującej się w Muzeum Ewolucji. Kręg ten jest kompletny, z widocznymi pęknięciami i niewielkimi ubytkami wyrostka kolczystego oraz grzebienia biegnącego po stronie brzusznej trzonu. Drugim okazem reprezentującym kręg obrotnik jest ZPAL Ab III 223 (**Ryc. 2A**). Okaz stanowi trzon z widocznym w części przedniej zębem (*odontoid*) reprezentowanym przez półksiężycowatą strukturę wykształconą na jego brzusznej części. Łuk obrotnika nie zachował się. Okaz jest spękany (widoczne jest duże pęknięcie przebiegające w kierunku przednio-grzbietowo-tylno-brzusznym w poprzek trzonu) z małymi ubytkami.

Trzon kręgu obrotnika wykazuje nieznaczne spłaszczenie boczne w jego centralnej części. Tylne powierzchnie stawowe są wyraźnie wklęsłe i nieznacznie wyższe niż szersze. Cały trzon w widoku z boku, podobnie jak u *Parasuchus hislopi* (CHATTERJEE 1978: text-fig. 8g), jest mniej więcej tej samej wysokości co długości, przeciwnie do np. *Polonosuchus silesiacus* (trzon nieznacznie dłuższy niż wyższy, SULEJ 2005: 84), *Silesaurus opolensis* (trzon wyraźnie dłuższy niż wyższy, PIECHOWSKI & DZIK 2003: 1129-1130) czy *Arizonasaurus babbitti* (trzon wyraźnie dłuższy niż wyższy, NESBITT 2005: 31) lub *Batrachotomus kupferzellenis* (trzon nieznacznie wyższy niż dłuższy, GOWER & SCHOCH 2009: 104). Na stronie brzusznej rysuje się wyraźny kil biegnący wzdłuż całego trzonu od przedniej do tylnej powierzchni stawowej, w okolicy której jest nieznacznie wyższy jak u *P. hislopi* (contra *P. silesiacus* gdzie jest on mniej więcej tej samej wysokości wzdłuż całego trzonu).

### Pozostałe kręgi szyjne

Kolejne kręgi szyjne reprezentowane są przez pozostałe kręgi wchodzące w skład artykulowanego odcinka szyjnego wspomnianego powyżej oraz przez izolowane okazy, zachowane zarówno jako same trzony jak i fragmentaryczne łuki neuralne. Dokładna liczba kręgów szyjnych *P. agnetis* sp. nov. to 9, co możemy stwierdzić na podstawie obserwacji kompletnego odcinka szyjnego, a w szczególności różnic w położeniu parapofyz i wyrostków poprzecznych pierwszego kręgu grzbietowego w stosunku do ostatniego kręgu szyjnego (patrz niżej). Według wcześniejszych publikacji, liczba kręgów szyjnych u fitozaurów waha się w przedziale 7-9 (8 dla *P. hislopi* – CHATTERJEE 1978; przynajmniej 7 dla *M. planirostris* – GOZZI & RENESTO 2003; 7-9 dla *R. carolinensis* – MCGREGOR 1906, patrz również WESTPHAL 1976; 8-9 wg ROMER 1956), co czyni powyższą interpretację wiarygodną.

Na podstawie porównań badanego materiału do *P. hislopi* (CHATTERJEE 1978) okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 782 (**Ryc. 2B**) jest prawdopodobnie trzecim kręgiem w odcinku szyjnym. Jego trzon jest mniej więcej tej samej długości co wysokości. Przednia powierzchnia stawowa jest okrągła z lekko spłaszczoną krawędzią brzuszną. Powierzchnia stawowa tylna jest natomiast owalna, lekko bocznie spłaszczona. Sądząc po stosunkowo dobrym stanie zachowania okazu, obecny kształt powierzchni stawowych odzwierciedla ich naturalny pokrój. Obie powierzchnie stawowe są wklęsłe. Na brzusznej stronie obserwujemy dobrze wykształcony kil rozciągający się wzdłuż

całego trzonu. Na bocznych stronach trzonu, w okolicy przedniej powierzchni stawowej, stosunkowo nisko obserwujemy dobrze wykształconą powierzchnię do kontaktu z guzkiem żebra (*tuberculum costae*). Jest to tzw. parapofyza. Ma ona owalny, grzbieto-brzusznie spłaszczony kształt. Tylina część parapofyzy przechodzi w wałek (bądź blaszkę, wg WILSON 1999 jest to *posterior centroparapophyseal lamina*; terminologia ta została z powodzeniem użyta do opisu budowy kręgów niedinozaurowych archozaurów przez np. PARKER 2003 i NESBITT 2005) kontynuujący się w kierunku tylnym do mniej więcej połowy trzonu, gdzie struktura ta zanika. Większość łuku kręgu uległa zniszczeniu w zapisie kopalnym. Dostępny fragment łuku łączący się z trzonem nie jest całkowicie z nim zespolony, o czym świadczy widoczny szew łączący te dwa elementy (okaz pochodzi od osobnika nie w pełni dojrzałego). Przy przedniej krawędzi kręgu widoczne są dwa krótkie, skierowane na boki i do dołu wyrostki boczne zakończone owalną powierzchnią przyczepu główki żebra (*capitulum costae*). Powierzchnia ta to tzw. diapofyza. Pomiedzy zachowanym elementem łuku kręgu a blaszką na bocznej stronie trzonu (patrz wyżej) widoczne jest owalne, grzbieto-brzusznie spłaszczone zagłębienie. Porównując z fragmentarycznym trzonem kręgu stosunkowo młodego osobnika (ZPAL Ab III 221) widzimy wyraźną tendencję do jego pogłębiania w trakcie ontogenezy (patrz również IRMIS 2007). Dla okazu ZPAL Ab III 782 dostępny jest również wyrostek kolczysty. Jest on mniej więcej prostokątny, nachylony w kierunku tylnym z rozszerzonym na górze (w postaci dwóch wyrostków sterczących na boki przy przedniej krawędzi wyrostka kolczystego) końcem. Struktura widoczna na końcu dalszym wyrostka kolczystego to tzw. *spine table*, występujący pod płytkami pancerza osteodermalnego archozaurów. Przednia krawędź wyrostka kolczystego jest ostro zakończona, natomiast krawędź tylna ma postać blaszki wchodzącej w okolicy dolnej połowy wyrostka kolczystego w bruzdę będącą miejscem przyczepu ścięgien spajających sąsiadujące kręgi.

Pozostałe dostępne kręgi szyjne, zarówno okazy izolowane jak i artykułowana seria z Muzeum Ewolucji, mają podobną budowę anatomiczną. Na podstawie kompletnego odcinka szyjnego możemy zaobserwować zmiany w wykształceniu lub położeniu poszczególnych struktur, zachodzące przy przesuwaniu się w kierunku odcinka grzbietowego kręgosłupa. Kil widoczny na brzusznej stronie trzonów, bardziej rozbudowany w części tylnej trzonu, stopniowo zanika w kierunku tylnej części odcinka szyjnego. Zmiany dotyczą także wyrostków kolczystych. Do czwartego kręgu szyjnego włącznie są one stosunkowo wysokie i słabo rozbudowane w kierunku przednio-tylnym.

Najwyższy jest wyrostek kolczysty czwartego kręgu szyjnego, który stanowi tzw. kłęb będący miejscem przyczepu powróżka karkowego dźwigającego głowę. Idąc dalej w kierunku odcinka grzbietowego kręgosłupa wyrostki kolczyste stają się stopniowo niższe i bardziej rozbudowane w kierunku przednio-tylnym. Ważne zmiany obserwujemy również jeśli chodzi o wyrostki poprzeczne, i tym samym diapofyzy, oraz parapofyzy. Idąc stopniowo od pierwszych kręgów szyjnych do końca tego właśnie odcinka kręgosłupa wyrostki poprzeczne od stosunkowo krótkich, skierowanych w bok i do dołu, stają się coraz dłuższe i skierowane bardziej na boki. Jeśli chodzi o parapofyzy, umiejscowione przy krawędzi przedniej powierzchni stawowej w okolicy brzusznej części trzonu kręgów, to nieznacznie przemieszczają się one w kierunku grzbietowej ich części. Najlepiej widać to pomiędzy dziewiątym a dziesiątym kręgiem, gdzie obserwujemy nagłą zmianę położenia wyrostka poprzecznego (w kręgu dziesiątym jest on już skierowany jedynie w stronę boczną) i znaczące przesunięcie się parapofyzy w kierunku grzbietowej części trzonu. Na podstawie opisanych wyżej zmian można stwierdzić, iż pomiędzy dziewiątym a dziesiątym kręgiem szyjnym przebiega granica odcinka szyjnego i grzbietowego kręgosłupa.

### *Kręgi grzbietowe*

Dostępny materiał reprezentujący kręgi grzbietowe rodzaju gatunku *P. agnetis* sp. nov. z Krasiejowa jest niekompletny. Budowę odcinka grzbietowego kręgosłupa możemy poznać jedynie dzięki pięciu trzonom kręgów (w tym jednemu fragmentarycznemu) oraz trzem niekompletnym łukom kręgów. Badany materiał reprezentuje środkową i tylną część odcinka kręgosłupa grzbietowego. Okaz ZPAL Ab III 206 (**Ryc. 3**) jest jednym z lepiej zachowanych kręgów z tego odcinka szkieletu osiowego. Jego trzon ma kształt zbliżony do klepsydry. Obie powierzchnie mają owalny, zbliżony do kolistego kształt i są wklęsłe (przednia powierzchnia stawowa jest głębsza). Po stronie brzusznej trzonu nie obserwujemy kila charakterystycznego dla kręgów szyjnych (patrz wyżej). Omawiany okaz jest zachowany z łukiem kręgu pozbawionym wyrostka kolczystego. Szew pomiędzy trzonem a łukiem kręgu jest nadal widoczny, co świadczy iż osobnik, do którego należał krąg nie był w pełni dojrzały. Parapofyzy i diapofyzy opisywanego okazu zlały się tworząc jedną strukturę (?synapofyza wg CHATTERJEE 1978: 99) ustawioną poziomo i zawijającą się w kierunku brzuszny w okolicy przedniej powierzchni stawowej. Połączenie tych powierzchni świadczy, iż jest to krąg mniej

więcej z końca odcinka grzbietowego (CHATTERJEE 1978: 99). Na stronie brzusznej wyrostków poprzecznych widoczne są dość wyraźne zagłębienia. Prezygapofyzy nie wystają poza przednią krawędź trzonu kręgu w kierunku doczaszkowym. Mają one owalny kształt i są odchylone w kierunku dośrodkowym od poziomu. Postzygapofyzy są prawie całkowicie wychylone poza tylną krawędź trzonu kręgu. Mają również owalny kształt i są nieznacznie odchylone w kierunku bocznym. Pomiędzy postzygapofyzami widoczna jest głęboka bruzda dla ścięgna łączącego sąsiadujące kręgi ze sobą. Wyrostek kolczysty okazu ZPAL Ab III 206 nie zachował się, jednak jego fragmenty, a dokładnie koniec dalszy z fragmentem nasady, są dostępne dla okazu ZPAL Ab III 780, który stanowi łuk kręgu. Koniec dalszy wspomnianego wyrostka kolczystego jest rozszerzony na końcu, mniej więcej soczewkowato w widoku z góry, tworząc jednolitej grubości „podest” dla płytek szkieletu osteodermalnego. Parapofyzy i diapofyzy okazu ZPAL Ab III 780 nadal stanowią oddzielne struktury, wskazując na bardziej centralne położenie tego kręgu w grzbietowym odcinku kręgosłupa (patrz wyżej).

### *Kręgi krzyżowe*

Cztery okazy, ZPAL Ab III 224 (**Ryc. 4**), 225, 740 & 741, reprezentują odcinek krzyżowy szkieletu osiowego. Trzony kręgów są dłuższe niż wyższe i mają wklęsłe, owalne powierzchnie stawowe z lekko spłaszczoną dolną krawędzią. Spodnia strona trzonów nie posiada kila. Jest ona natomiast wypłaszczona w porównaniu do kręgów grzbietowych. Trzony kręgów odcinka krzyżowego kręgosłupa nie są tak silnie bocznie ściśnięte jak miało to miejsce w przypadku kręgów je poprzedzających. Na bocznej stronie trzonów widoczne są duże, owalne powierzchnie do połączenia z żebrami. Powierzchnie te są zlanymi ze sobą parapofyzami i diapofyzami. Miejsce połączenia może być prześledzone na każdym z dostępnych okazów i ma postać wałeczka, zgrubienia, jakby spawu otaczającego oś długą żebra krzyżowego i wyrostka poprzecznego. Żebra krzyżowe mają postać masywnych, spłaszczonych grzbieto-brzusznie skrzydeł łączących kości biodrowe z kręgami krzyżowymi. Na końcach dalszych, przy krawędzi przedniej żebra rozszerzają się w owalną, rozciągniętą przodotylnie powierzchnię do kontaktu z kością biodrową. Powierzchnia ta, przesuwając się w kierunku tylnej krawędzi żebra przechodzi w blaszkę nadającą żebram wygląd skrzydeł. Na podstawie morfologii końca dalszego omawianych okazów i porównań do *P. hislopi* (CHATTERJEE 1978: text-fig. 80, p, q) materiały zostały oznaczone jako kręgi krzyżowe

drugie. W widoku z boku żebra krzyżowe nachylone są nieco końcem przednim w kierunku brzuszynym. W widoku z przodu i z tyłu ustawione są mniej więcej poziomo, z niewielką rotacją w dół. Stanowi to plezjomorficzną cechę dla archozaurów (GOWER 2000, WU & RUSSELL 2001, GOWER & SCHOCH 2009) obserwowaną u bazalnych fitozaurów, takich jak rodzaj *Parasuchus* (u niektórych rauizuchów, aetozaurów, jak i bardziej zaawansowanych fitozaurów, żebra brzuszne są wyraźnie skierowane do dołu i na boki; MCGREGOR 1906: pl. X, fig. 40; GOWER 2000; patrz również BENTON 1986 i BENTON & CLARK 1988). Na zachowanych fragmentach łuków neuralnych widoczne są prezygapofyzy, mające postać owalnych, płaskich powierzchni, których oś długa przebiega w przód i na boki w stosunku do osi długiej trzonu kręgu. Prezygapofyzy są odchylone w kierunku przyśrodkowym o ok. 45 stopni od poziomu i wystają nieznacznie poza krawędź przednią trzonu kręgu. Postzygapofyzy są ustawione analogicznie w stosunku do prezygapofyz, tak aby pasowały do prezygapofyz pierwszego kręgu z odcinka ogonowego. Wyrostek kolczysty, zachowany jedynie na okazie ZPAL Ab III 741, jest mniej więcej prostokątny, nachylony w kierunku ogona. Jego koniec dalszy nie wykazuje obecności „podestu” dla płytki pancerza, podobnie jak w przypadku *P. islopi* z Indii (CHATTERJEE 1978: 101).

### Kręgi ogonowe

Odcinek ogonowy kręgosłupa jest stosunkowo dobrze reprezentowany przez dostępne okazy, w tym prawie kompletne kręgi). Poniższy opis opierać się będzie głównie na okazach o numerach ZPAL Ab III 685, 700 (trzy kręgi ogonowe należące do jednego osobnika, jeden z nich na **Ryc. 5**), 787, 795 gdyż są one najlepiej zachowane. Na podstawie zmian zaobserwowanych na artykułowanych okazach z Indii, kręgi te należałoby umieścić w odcinku ogonowym pomiędzy 3-im a 8-ym kręgiem (CHATTERJEE 1978: 101).

Trzony kręgów są dłuższe niż wyższe i wykazują delikatne boczne spłaszczenie. Przesuwając się w stronę końca ogona długość trzonu pozostaje mniej więcej jednakowa, a maleje jego wysokość. Powierzchnie stawowe są owalne, o wyraźnym bocznym spłaszczeniu. Zarówno powierzchnia stawowa przednia jak i tylna są wklęsłe, jednak ta pierwsza jest wyraźnie głębsza i wydaje się nieco wyższa od tylnej powierzchni stawowej. Na spodniej stronie trzonów obserwujemy bruzdę ograniczoną po bokach podłużnymi grzbietami, zakończonymi w okolicy spodniej krawędzi tylnej powierzchni



stawowej powierzchniami do przyczepu wyrostków hemalnych. Grzbiety te są masywniejsze i wyraźniejsze na początkowych kręgach ogonowych a stopniowo delikatniejsze przesuwając się w stronę końca odcinka ogonowego (zmianę tą obserwujemy wyraźnie już pomiędzy 3-im a 8-ym kręgiem ogonowym, na co wskazuje nam materiał krasiejowski). W miarę zmniejszania się grzbietów ograniczających bruzdę, na jej środku pojawia się dodatkowy delikatny grzbiet, przebiegający centralnie na spodniej stronie trzonu, wzdłuż jego osi długiej. Wyrostki poprzeczne są stosunkowo krótkie, umiejscowione mniej więcej centralnie na bocznych stronach kręgów, skierowane w bok i do dołu w początkowych kręgach ogonowych i poziomo na boki w okolicy środkowej części ogona. Pomiędzy przednią powierzchnią stawową a okolicą nasad wyrostków poprzecznych widoczne jest wyraźne zagłębienie, ograniczone blaszkami biegnącymi w kierunku przednio-grzbietowym oraz przednio-brzusznym od nasady wyrostków poprzecznych. Kręgi stanowiące podstawę opisu odcinka ogonowego krasiejowskich fitozaurów (patrz wyżej) pokazują wyraźną tendencję do zanikania dolnej blaszki (biegnącej przednio-brzusznie) i tym samym zanikanie wspomnianego wyżej zagłębienia. Kanał neuralny jest dobrze wykształcony, rozpoczynający się mniej więcej okrągłym a kończący spłaszczonym bocznie zagłębieniem. Prezygapofyzy mają postać owalnych, płaskich, skierowanych w kierunku przednio-grzbietowym, odchylonych od poziomu w stronę przyśrodkową o ok. 45 stopni powierzchni. Postzygapofyzy są wykształcone jako owalne, płaskie powierzchnie skierowane w dół z rotacją w stronę boczną. Wyrostki kolczyste są jedną z bardziej charakterystycznych cech kręgów ogonowych fitozaurów. Są one bardzo długie, węższe w bliższej połowie i bardziej rozbudowane w kierunku przednio-tylnim w połowie dalszej. Różnica w szerokości obu części wyrostków kolczystych zwiększa się (do ok. dwukrotnie szerszej przednio-tylnie połowy dalszej w okolicy 8-go kręgu ogonowego) na skutek zwięzania się połowy bliższej począwszy od początkowych kręgów ogonowych przesuwając się w stronę środka ogona. Zwiększa się także wysokość wyrostków kolczystych w stosunku do wysokości trzonów kręgów. W początkowych kręgach ogonowych stosunek WTK (wysokość trzonu kręgu)/WWK (wysokość wyrostka kolczystego) wynosi ok. 1/2, natomiast w kolejnych kręgach zmienia się od ok. 1/2,5 do 1/3. Wyrostki kolczyste kręgów ogonowych *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ 2005: fig. 1K), *Silesaurus opolensis* (PIECHOWSKI & DZIK 2010: fig. 9B) czy *Stagonolepis olenkae* (obs. własne) są wyraźnie krótsze i tej samej szerokości na całej długości. Koniec dalszy

wyrostków kolczystych kręgów rodzaju *Parasuchus* z Krasiejowa nie tworzy „podestu” dla szkieletu osteodermalnego.

## 6.2 PAS MIEDNICOWY

Pas miednicowy fitozaurów z Krasiejowa reprezentowany jest jedynie przez kilka okazów, jednak stan zachowania większości z nich jest bardzo dobry, pozwalając na przyjrzenie się budowie anatomicznej poszczególnych kości. W kolekcji Instytutu Paleobiologii PAN znajduje się również fragmentaryczny ale artykułowany szkielet (okaz ZPAL Ab III 1188) składający się z kompletnej miednicy wraz z kręgami z końca odcinka grzbietowego oraz początkowymi kręgami ogonowymi. Obecnie jest on częścią ekspozycji Muzeum Ewolucji w Warszawie.

### *Kość biodrowa (ilium)*

Najlepiej zachowanymi okazami kości biodrowych krasiejowskich fitozaurów są dwie kości (lewa i prawa) należące do fragmentarycznego, artykułowanego szkieletu opisanego numerem katalogowym ZPAL Ab III 1188 oraz takie okazy jak ZPAL Ab III 717 i 719 (**Ryc. 6**). Będą one stanowić podstawę poniższego opisu.

Kość biodrowa w widoku z boku ma typowe proporcje dla fitozaurów, gdzie długość i wysokość tej kości są mniej więcej zbliżone (CHATTERJEE 1978: 106; *Nicrosaurus kapffii* obserwacje własne). Jest to jedna z cech pozwalająca odróżnić kość biodrową fitozaura od kości biodrowych rauizuchów występujących w Krasiejowie (*Polonosuchus silesiacus*), których kości biodrowe są wyraźnie dłuższe niż wyższe, sprawiając wrażenie grzbieto-brzusznie spłaszczonych podobnie jak u innych archozaurów należących do *Rauisuchia* (obserwacje własne i np. GOWER 2000: fig. 4, GOWER & SCHOCH 2009: fig. 5). Ostrze kości biodrowej krasiejowskich przedstawicieli rodzaju *Parasuchus* posiada krótki wyrostek przedpanewkowy oraz długi, wystający znacznie poza tylną krawędź panewki stawu biodrowego wyrostek zapanewkowy. Ten pierwszy ma postać obłego, zaokrąglonego wyrostka nie wystającego poza przednią krawędź panewki stawu biodrowego. U rauizucha *Polonosuchus silesiacus* wyrostek ten jest bardziej szpiczasto zakończony i wystaje nieco dalej w kierunku przednim, podobnie jak u *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER & SCHOCH 2009: 113). Wyrostek ten u *Silesaurus opolensis* jest

zakończony prostą krawędzią a jego koniec posiada pole, którego powierzchnia jest nierówna; DZIK 2003: fig. 11A), nieobecne u rodzaju *Parasuchus*. Wyrostek przedpanewkowy aetozaura *Stagonolepis olenkae* jest dłuższy od wszystkich powyżej opisanych taksonów, zakończony szpiczasto z końcem skierowanym w kierunku przednio-brzusznym (obserwacje własne). Grzbietowa krawędź kości biodrowej krasiejowskich przedstawicieli rodzaju *Parasuchus* jest pokryta delikatnymi grzebieniami biegnącymi w kierunku górnej krawędzi panewki. Nie posiada ona natomiast guza, zgrubienia bądź grzebienia biegnącego od grzbietowej krawędzi tej kości do górnej krawędzi panewki, obecnego u *P. silesiacus*, a charakterystycznego również dla innych rauizuchów (GOWER 2000 i obserwacje własne). W części przednio-grzbietowej górnej krawędzi panewki występuje wyraźny grzebień nadpanewkowy. Sama panewka jest natomiast stosunkowo głęboka i nie wykazuje śladów perforacji. Przyśrodkowa strona ostrza kości biodrowej jest wyraźnie wklęsła. Poniżej, w okolicy przewężenia pomiędzy ostrzem a częścią panewkową obserwujemy wyraźne pole do kontaktu z żebrami krzyżowymi. Jest ono owalne i duże po przyśrodkowej stronie panewki i zwęża się idąc w kierunku tylnym, odzwierciedlając kształt powierzchni żeber krzyżowych, które łączą się z kośćmi biodrowymi.

W kolekcji dostępne są jeszcze dwa okazy kości biodrowych (ZPAL Ab III 717 i 719) reprezentowane przez panewkę stawu biodrowego i wystający nad nią wyrostek przedpanewkowy. W obu wymienionych okazach wyrostek ten jest stosunkowo krótki, krótszy niż u mniejszych rozmiarów okazu ZPAL Ab III 732 uważanego przeze mnie za rauizucha. Cechą wspólną z *Polonosuchus silesiacus* jest natomiast szpiczaste zakończenie wspomnianego wyrostka. U okazu ZPAL Ab III 719 (**Ryc. 6**) nie obserwujemy zgrubienia charakterystycznego dla wszystkich rauizuchów, widocznego u *P. silesiacus*. Okaz ZPAL Ab III 717 w okolicy, gdzie zgrubienie to powinno występować, posiada bardzo delikatne wybrzuszenie. Jeśli okazy te, głównie ZPAL Ab III 719, na którym nie obserwujemy wspomnianego wyżej zgrubienia, należą do rodzaju *Parasuchus* wtedy widoczny jest trend ontogenetyczny polegający na zmianie kształtu wyrostka przedpanewkowego, od zakończonego szpiczasto u młodszych do zaokrąglonego u starszych osobników. Należy jednak pamiętać o zmienności wewnątrzgatunkowej i różnicach w wykształceniu cech anatomicznych. Ważne stają się tu różnice w obecności bądź jej braku zgrubienia przy grzbietowej krawędzi kości biodrowej u okazów ZPAL Ab III 717 i 719. U przedstawicieli tej samej populacji gatunku *Batrachotomus kupferzellensis* może on mieć postać zgrubienia lub jedynie nierównej

powierzchni (GOWER & SCHOCH 2009: 113). Jeśli podobna zmienność wewnątrzgatunkowa występowała u rauizuchów z Krasiejowa, wtedy wspomniane okazy należałoby potraktować jako reprezentujące takson *Polonosuchus silesiacus*.

### Kość łonowa (*pubis*)

Obecnie ze stanowiska w Krasiejowie znamy jedynie dwie kości łonowe fitozaurów. Jedna należy do fragmentarycznego, artykułowanego szkieletu o numerze ZPAL Ab III 1188 eksponowanego w Muzeum Ewolucji. Druga to prawa (podobnie jak kość należąca do powyższego okazu) izolowana kość o numerze ZPAL Ab III 728 (**Ryc. 7**).

W widoku z boku kość łonowa rodzaju *Parasuchus* z Krasiejowa ma pokrój szerokiego, ale stosunkowo krótkiego płaskiego elementu, podobnie jak u innych fitozaurów (MCGREGOR 1906: pl. X, fig. 42; COLBERT 1947: pl. 7, fig. 2). Po stronie bocznej jest ona wyraźnie wklęsła. Kształt tej kości różni się od morfologii kości łonowych rauizuchów (np. BONAPARTE 1984: fig. 1B, G, K), aetozaurów (WALKER 1961: fig. 16) czy dinozauriformów (DZIK 2003: fig. 11) występujących na stanowisku w Krasiejowie, których kości łonowe są zwykle stosunkowo wydłużone i posiadają niekiedy rozbudowany w kierunku przednio-tylnym koniec dalszy (tzw. „stopka łonowa”). Koniec bliższy kości łonowej krasiejowskiego gatunku *P. agnetis* sp. nov. ma postać rozciągniętej w kierunku przednio-tylnym powierzchni do kontaktu z wyrostkiem łonowym kości biodrowej. Po stronie bocznej obserwujemy wyrostek nadający jej mniej więcej trójkątny kształt, a jednocześnie tworzący półkę stanowiącą przednio-brzuszny koniec panewki stawu biodrowego. Po stronie brzusznej tylnego końca tejże powierzchni stawowej rysuje się delikatnie wygięta, zaokrąglona krawędź będąca przednio-grzbietowym brzegiem otworu zasłoniętego (*foramen obturatum*). Na przyśrodkowej stronie trzonu opisywanej kości obserwujemy rozpoczynającą się mniej więcej 0,5 cm od krawędzi powierzchni stawowej do ok. połowy (niewiele powyżej) trzonu kości nierówną powierzchnię spojenia łonowego mierzącą w najszerszym miejscu ~1 cm.

## Kość kulszowa (*ischium*)

Kości kulszowe reprezentowane są przez sześć okazów. Pięć to izolowane kości, z których najlepiej zachowana jest ta o numerze katalogowym ZPAL Ab III 738 (**Ryc. 8**). Ostatni okaz jest częścią artykułowanego szkieletu eksponowanego w Muzeum Ewolucji (okaz ZPAL Ab III 1188).

Kość kulszowa ma postać płaskiego elementu, łukowato wygiętego w kierunku tylnobrzusznym, zakończonego zaokrąglonym końcem. Powierzchnia stawowa do kontaktu z kością biodrową jest wyraźnie podzielona na dwie strefy nachylone względem siebie. Pierwsza jest zlokalizowana po stronie przyśrodkowej i nachyla się w kierunku przyśrodkowo-brzusznym. Jest ona większą powierzchnią i służy bezpośrednio do połączenia z powierzchnią stawową kości biodrowej. Druga natomiast jest wyraźnie mniejsza i nachyla się w kierunku boczno-brzusznym. Tworzy ona część tylnobrzuszną panewki stawu biodrowego. Na bocznej stronie kości kulszowej, rozpoczynając od wspomnianej mniejszej powierzchni, rysuje się wyraźna, stosunkowo masywna krawędź bądź wałek, który zanika stopniowo przesuwając się w kierunku środka trzonu kości kulszowej. Po stronie przedniej tej krawędzi, w miejscu kontaktu z blaszkowatą częścią przednią kości kulszowej, w miejscu gdzie wspomniana krawędź jest najbardziej masywna tworzy się wyraźne zagłębienie. Strona przyśrodkowa kości kulszowej jest płaska bez wyraźnej powierzchni do kontaktu z przeciwległą kością kulszową. Głównie na powierzchni bocznej, w okolicy kontaktu masywnej krawędzi z powierzchnią stanowiącą część panewki, oraz przy krawędziach kości kulszowej widoczne są liczne, delikatne wałeczki układające się współkształtnie do morfologii kości kulszowej. Stanowią one zapewne miejsca przyczepu mięśni pasa biodrowego oraz kończyny tylnej.

## 6.3 KOŃCZYNA TYLNA

Kończyna tylna jest stosunkowo dobrze reprezentowana przez materiał kopalny z Krasiejowa, szczególnie jeśli chodzi o kości udowe. Dostępnych mamy szesnaście okazów reprezentujących kości udowe *P. agnetis* sp. nov. i co najważniejsze pochodzą one od osobników na różnym stopniu rozwoju ontogenetycznego. Pozwala to prześledzić zmiany, jakie następowały w morfologii tej kości w trakcie dojrzewania

osobników z Polskiej populacji. Podudzie reprezentowane jest przez sześć kości piszczelowych oraz dwie kości strzałkowe. W kolekcji znajdują się również trzy kości skokowe i piętowe, także pozwalające na przyjrzenie się zmianom ontogenetycznym zachodzącym u gatunku *P. agnetis* sp. nov.

### Kość udowa (*femur*)

Ogólna morfologia kości udowych fitozaurów z gatunku *P. agnetis* sp. nov. ze stanowiska w Krasiejowie wykazuje typowe dla archozaurów esowate wygięcie trzonu, z końcem bliższym skierowanym w stronę przyśrodkową do panewki stawu biodrowego, a końcem dalszym skierowanym w kierunku tylnobocznym (**Ryc. 9**). Dodatkowo wygięcie to jest obserwowane jeszcze w drugiej płaszczyźnie, z dalszą połową trzonu wygiętą łukowato nieznacznie do tyłu. Obie nasady kości są skręcone w stosunku do siebie, podobnie jak u *P. hislopi* z Indii (CHATTERJEE 1978: 107), przez co oś długa nasady bliższej w położeniu anatomicznym, kiedy koniec dalszy i cały staw kolanowy ustawione są w kierunku przednim, biegnie z kierunku przednio-przyśrodkowego w stronę tylnoboczną. Główka kości udowej jest prymitywnie wykształcona bez wyraźnego odseparowania jej od trzonu w postaci szyjki. W widoku z góry główka jest rozbudowa w części przyśrodkowej stykającej się z panewką i stopniowo zwęża się idąc w kierunku większego krętarza, tworząc na zewnętrznej stronie kości smukłą krawędź. Poniżej większego krętarza widzimy rozległą, stosunkowo płytką powierzchnię stanowiącą zagłębienie międzykrętarzowe dla mięśnia łonowo-kulszowo-udowego (GOZZI & RENESTO 2003). Po stronie przednio-bocznej kości (patrząc w położeniu anatomicznym) obserwujemy biegnący od główki kości udowej w stronę przynasady wałek (*proximodorsal ridge* wg GOWER & SCHOCH 2009) usytuowany blisko krawędzi przyśrodkowej kości, stopniowo zlewający się z trzonem aż do wysokości, na której na przeciwległej ścianie rozpoczyna się czwarty krętarz. Po tylnoprzyśrodkowej stronie, w widoku od góry, główka kości jest wyraźnie wybrzuszona, stopniowo przechodząc w trzon. Struktura ta nie jest jednak wykształcona w postaci typowego wałka, jak np. u rauizucha *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER & SCHOCH 2009: fig. 6A-D). Tuż pod nim zaczyna się czwarty krętarz, wykształcony początkowo w postaci grzebienia nachylonego delikatnie w kierunku osi pośrodkowej ciała, następnie guza stanowiącego najwyższy punkt tej struktury, a później w postaci wałka biegnącego mniej więcej równoległe do osi długiej kości udowej. Wzdłuż jego górnej krawędzi

widzimy wyraźne zgrubienia i nierówną powierzchnię, natomiast po stronie bocznej i przyśrodkowej pola o nierównej powierzchni w stosunku do pozostałych części kości. Region ten jest miejscem przyczepu ścięgien początkowych mięśni ogonowo-udowego krótszego i dłuższego (wg CHATTERJEE 1978, pole po przyśrodkowej stronie krętarza jest miejscem przyczepu mięśnia ogonowo-udowego dłuższego). Poniżej guza, na wałku biegnącym w kierunku końca dalszego kości, przyczepiał się być może mięsień przywodziciel uda (GOZZI & RENESTO 2003). Poniżej krętarza, na krawędzi zewnętrznej kości widoczne jest delikatne zgrubienie, stanowiące zapewne miejsce przyczepu kolejnego mięśnia związanego z kończyną tylną (piąty krętarz dla mięśnia biodrowo-udowego wg CAMP 1930). Na końcu dalszym obserwujemy dwa kłykie, mniejszy, przyśrodkowy dla kości piszczelowej oraz znajdujący się na stronie bocznej, przechodzący płynnie w krawędź boczną kości udowej, większy kłykieć, sięgający dalej w kierunku podudzia, dla kości strzałkowej. Pomiędzy nimi znajduje się niezbyt głębokie zagłębienie międzykłykciowe.

### *Kość piszczelowa (tibia)*

Ze względu na obecność najprawdopodobniej dwóch gatunków, lub nawet rodzajów, fitozaurów w obrębie polskiej populacji z Krasiejowa, na co wskazują kości piszczelowe, ich opis został zawarty w odrębnym rozdziale (patrz rozdział 8. *Ile taksonów fitozaurów występowało w Krasiejowie*).

### *Kość strzałkowa (fibula)*

Kości strzałkowe reprezentowane są jedynie przez kompletny okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 749 (**Ryc. 10**) oraz dwa niekompletne okazy o numerach ZPAL Ab III 750 (mniej więcej połowa bliższa prawej kości strzałkowej) i ZPAL Ab III 248 (nasada i przynasada dalsza lewej kości strzałkowej). Okazy nie wykazują większych różnic w porównaniu do *P. hislopi* z Indii (CHATTERJEE 1978). Kość jest spłaszczona w kierunku przednio-tylnym i wykazuje wygięcie trzonu. Obie nasady są rozbudowane w kierunku przyśrodkowo-bocznym, przyjmując owalny kształt. Na ścianie przedniej kości widoczny jest guz będący miejscem przyczepu mięśnia biodrowo-strzałkowego (CHATTERJEE 1978: 108).

## Kości stępu (kość skokowa i piętowa; astragalu i calcaneum)

Kości stępu gatunku *P. agnetis* sp. nov. z Krasiejowa reprezentowane są jedynie przez kość skokową, poznaną na podstawie trzech okazów różniących się wielkością (w tym jeden, należący do osobnika najstarszego, artykułowany z końcami dalszymi kości piszczelowej oraz strzałkowej), i kość piętową, reprezentowaną przez cztery okazy (jeden fragmentaryczny i trzy kompletne, różniące się wielkością) (**Ryc. 11**).

Kość skokowa nie odbiega morfologią od innych fitozaurów (np. CHATTERJEE 1978, patrz również SERENO 1991: 7, fig. 6). Wykazuje ona staw skokowy tzw. „krokodylowy normalny” z „kołkiem” na kości skokowej, wykształconym w tym przypadku jako owalna powierzchnia, i zagłębieniem, niezbyt głębokim u fitozaurów, na kości piętowej (THULBORN 1980, CHATTERJEE 1982, SERENO 1991). Słabe wykształcenie obu wspomnianych elementów jest prymitywnym stanem dla Crurotarsi (THULBORN 1980, CHATTERJEE 1982). W widoku od góry widzimy na kości skokowej dwie powierzchnie do połączenia z kośćmi podudzia. Około 2/3 górnej powierzchni, licząc od strony przyśrodkowej, zajmuje owalna, wklęsła powierzchnia, z którą łączył się koniec dalszy kości piszczelowej. Po stronie bocznej górnej powierzchni kości skokowej obserwujemy mniejszą, wklęsłą, nachyloną w stronę boczną powierzchnię, z którą łączyła się przyśrodkowa część końca dalszego kości strzałkowej. Na ścianie przedniej kości skokowej, po stronie bocznej widzimy stosunkowo głębokie, owalne zagłębienie, którego oś długa biegnie od strony grzbietowo-przyśrodkowej w kierunku brzuszno-bocznym.

Kość piętowa, podobnie jak opisywana powyżej kość stępu, jest typowa dla fitozaurów (np. CHATTERJEE 1978, patrz również SERENO 1991: 7, fig. 6). Powierzchnia najbliższa kości skokowej może być podzielona na dwie struktury. Pierwsza to znajdująca się po stronie przyśrodkowej delikatnie wklęsła, owalna powierzchnia łącząca się z „kołkiem” kości skokowej tworząc staw „krokodylowy normalny”. Po stronie bocznej tej powierzchni widzimy bloczek do połączenia z boczną częścią końca dalszego kości strzałkowej. Następnie, idąc w stronę tylnoboczną, kość piętowa przechodzi w zwężoną szyjkę, na której końcu obserwujemy rozbudowany, wypukły guz piętowy.



## 6.4 PAS BARKOWY

Pas barkowy reprezentowany jest jedynie przez kilka okazów. Dostępne są łopatki, kości krucze (niektóre z tych dwóch kości pochodzą od jednego osobnika) oraz międzyobojczyki. Niestety, jak do tej pory nie znaleziono obojczyków należących do gatunku *P. agnetis* sp. nov.

### *Łopátka (scapula)*

W kolekcji dostępne są cztery łopatki. Są to okazy o numerach katalogowych ZPAL Ab III 252, 704 (razem z kością kruczą), 2362 oraz 3214 (razem z kością kruczą) (**Ryc. 12A**). Najlepiej zachowany jest ostatni okaz. Łopatki pochodzą od osobników na różnym etapie ontogenezy, o czym świadczą różnice wielkości pomiędzy poszczególnymi okazami.

Trzon łopatki jest skierowany do tyłu i ku górze oraz wygięty łukowato w stronę przyśrodkową, dostosowując się do kształtu ciała. Trzon w widoku z boku jest stosunkowo szeroki. Szerokość zwiększa się przesuwając w stronę końca dalszego łopatki, którego krawędź grzbietowa zapada w kierunku przednio-brzusznym. W przekroju poprzecznym trzon łopatki jest stosunkowo cienki, jednak obserwujemy wyraźne różnice pomiędzy pogrubioną, zaokrągloną krawędzią tylną, a ostro zakończoną, cienką krawędzią przednią. Nieznacznie powyżej panewki stawu ramieniowego, na tylnej krawędzi łopatki, widoczny jest owalny guzek. Jego powierzchnia jest delikatnie nierówna (powierzchnia tego typu ciągnie się od wspomnianego guzka wzdłuż tylnej krawędzi łopatki na długości ok. 1cm) w porównaniu do otaczającej jej gładkiej powierzchni kości. Jest to miejsce przyczepu jednego z mięśni kończyny przedniej (najprawdopodobniej jednej z głów mięśnia trójgłowego ramienia; CHATTERJEE 1978: 103). Na końcu bliższym łopatki widoczne są dwie powierzchnie. Jedna z nich, owalna, skierowana w stronę tylnoboczną jest fragmentem stawu ramieniowego, który uzupełnia część stawu znajdująca się na kości kruczej. Druga, owalna, zdecydowanie większa, stanowi powierzchnię do połączenia z kością kruczą.

### *Kość krucza (coracoid)*

W kolekcji paleontologicznej mamy trzy kości krucze (okazy o numerach ZPAL Ab III 702 [**Ryc. 12B**], 704 i 3215).

Kość krucza jest krótkim, owalnym elementem stawu ramieniowego. Po stronie przyśrodkowej jest wyraźnie wklęsła, co nadaje jej kształt zbliżony do talerza. Część przednia kości kruczej jest rozbudowana w kierunku doczaszkowym i skierowana lekko ku górze, co sprawia, że pomiędzy połączeniem łopatka-kość krucza a wspomnianą częścią tej kości tworzy się rozbudowane wcięcie. Na opisywanej kości, podobnie jak na łopatce, widoczne są dwie powierzchnie. Jedna będąca powierzchnią do połączenia z łopatką, oraz druga, owalna, wyraźnie większa od tej na łopatce, stanowiąca ok. 2/3 powierzchni stawu ramieniowego.

### *Międzyobojczyk (interclavicula)*

Znamy jedynie dwa międzyobojczyki należące do gatunku *P. agnetis* sp. nov. Są to okazy ZPAL Ab III 706 (**Ryc. 13**) i 711. Oba są niestety średnio zachowane, jednak możliwe jest zaobserwowanie ich ogólnej morfologii. Koniec bliższy, podobnie jak u *P. hislopi* (CHATTERJEE 1978), jest wykształcony w postaci trójkąta. Jego wyrostek centralny rozdziela dwie powierzchnie do połączenia z końcami dalszymi obojczyków. Trzon międzyobojczyka jest płaski i delikatnie wypukły w kierunku brzuszny. Przesuwając się w stronę końca dalszego trzon zwęża się i znowu rozszerza, przez co mniej więcej połowa dalsza międzyobojczyka ma owalny, łopatkowaty kształt.

## **6.5 KOŃCZYNA PRZEDNIA**

Kończyna przednia nie jest tak dobrze reprezentowana przez materiał kopalny jak kończyna tylna. W kolekcji paleontologicznej znajduje się osiem kości ramieniowych, przeważnie niekompletnych, jednak pochodzących od osobników na różnym etapie rozwoju osobniczego. Oprócz nich dostępne są trzy kości promieniowe. Nieznane są niestety, jak do tej pory, kość łokciowa i kości nadgarstka.

## Kość ramieniowa (*humerus*)

Dostępnych jest osiem kości ramieniowych, z czego jedna jest kością patologiczną (okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 725; patrz rozdział *Patologiczna kość ramieniowa*).

Nasada bliższa kości ramieniowej jest rozbudowa w kierunku przyśrodkowo-bocznym (**Ryc. 14**). W widoku od strony przedniej obserwujemy delikatnie nieregularną, wypukłą krawędź nasady bliższej. Mniej więcej w jej centralnej części, z lekkim wychyleniem w stronę przyśrodkową, widzimy najbardziej wybrzuszoną jej część, która stanowi główkę kości ramieniowej. Przesuwając się w stronę panewki stawu ramieniowego, na przyśrodkowej krawędzi nasady bliższej obserwujemy położoną poniżej wspomnianej główki tzw. guzowatość wewnętrzną. Powierzchnia całej nasady jest wybrzuszona i pofałdowana. Cechy te są mocniej wyrażone na kościach osobników starszych, pod względem wieku osobniczego, i możemy zaobserwować stopniowe zmiany w trakcie procesu ontogenezy. Różnice pomiędzy osobnikami młodszymi a starszymi nie są jednak tak zauważalne jak w przypadku kości udowych. Tuż poniżej nasady bliższej, w okolicy bocznej krawędzi kości ramieniowej obserwujemy grzebień naramiennie-piersiowy, będący miejscem przyczepu mięśni związanych z klatką piersiową i ramieniem (głównie mięśni przywodzicieli kończyny przedniej). Jest on wykształcony w formie grzebienia o pokroju trójkąta równoramienne (w widoku z boku). Po jego stronie bocznej widoczne jest duże, owalne pole świadczące o rzycepię ścięgien mięśni. Po przeciwnej stronie, w stosunku do grzebienia naramiennie-piersiowego, na ścianie przedniej w okolicy bocznej krawędzi kości widoczne jest pole o nierównej powierzchni z delikatnym wybrzuszeniem w jego części dalszej. Struktura ta odpowiada opisanej dla rauizucha *Batrachotomus kupferzellensis* krawędzi dla przyczepu mięśnia odwracacza (ang. *supinator ridge*; patrz GOWER & SCHOCH 2009: 109 i fig. 4A).

Nasada dalsza jest podzielona na dwa kłykie (**Ryc. 14**). Kłykiec przyśrodkowy (tzw. *capitellum*), służący do połączenia z kością promieniową, wystaje nieco bardziej w kierunku przedramienia i jest nieznacznie większy od kłykcia bocznego (tzw. *trochlea*), służącego do połączenia z kością łokciową. Oba kłykie są oddzielone wcięciem znajdującym się w centralnej części nasady dalszej, natomiast na tylnej ścianie kości ramieniowej, pomiędzy nimi zlokalizowane jest zagłębienie dla wyrostka łokciowego kości łokciowej. Powyżej kłykcia bocznego, na ścianie tylnej, w okolicy krawędzi bocznej

kości, widoczny jest blaszkowaty grzebień zawinięty nieznacznie w stronę przednią. Jest to nadkłykiec zewnętrzny z wyrostkiem mięśnia odwracacza (ang. *supinator process*) znajdującym się na jego końcu dalszym. Nadkłykiec zewnętrzny jest „zadaszeniem” dla wyraźnej bruzdy nerwu promieniowego, przez którą przebiegają również naczynia krwionośne.

### *Kość promieniowa (radius)*

Ze stanowiska w Krasiejowie znane są jedynie trzy kości promieniowe. Wszystkie okazy są do siebie zbliżone pod względem rozmiaru, co oznacza, że należały do osobników o podobnym wieku.

Nasada bliższa jest rozbudowa w kierunku przyśrodkowo-bocznym tworząc dwa kłykie przedzielone wklęsłą powierzchnią do połączenia z kością łokciową. Trzon kości jest prosty z widocznym bocznym spłaszczeniem (**Ryc. 15**). Koniec dalszy jest wykształcony w postaci owalnej nasady zbliżonej swoim kształtem do buławy.

## **6.6 CZASZKA I ŻUCHWA**

Materiał reprezentujący czaszki i żuchwy gatunku *P. agnetis* sp. nov. z Polski jest stosunkowo obszerny. Łącznie liczba okazów sięga około 50. Kolekcja obejmuje zarówno żuchwy oraz prawie kompletne czaszki pochodzące od osobników na różnym stopniu rozwoju osobniczego, dzięki czemu możliwe jest przyjrzenie się zmianom ontogenetycznym tych części ciała fitozaurów. Jest to bardzo ważne biorąc pod uwagę, iż systematyka Phytosauria opiera się na elementach czaszkowych (GREGORY 1962, BALLEW 1989) oraz liczba osobników młodocianych znanych z zapisu kopalnego jest niewielka.

### **ŻUCHWA**

Znamy 20 żuchw należących do gatunku *P. agnetis* sp. nov. Głównie okazy są niekompletne jednak stopień ich zachowania pozwala na obserwacje budowy anatomicznej. Jeden okaz jest artykułowany z czaszką i należy do najmłodszego osobnika w kolekcji (okaz ZPAL Ab III 112; **Ryc. 16**).

### Kość zębowa (*dentale*)

Ogólna budowa żuchwy jest typowa dla Phytosauria. Kość zębowa jest długa, smukła z rozbudowanym w kierunku przednio-tylnym spojeniem (**Ryc. 16A i B**). Koniec przedni żuchwy jest rozszerzony w postaci półowalnej struktury, która wykazuje nieznaczne boczne spłaszczenie. W jej części grzbietowej, wzdłuż krawędzi bocznej, widoczne są trzy duże i jeden mniejszy, przejściowy zębodół pomiędzy pozostałymi w dalszej części żuchwy. Powierzchnia zewnętrzna (brzuszo-boczna) końca przedniego żuchwy jest pokryta licznymi otworami dla naczyń krwionośnych i nerwów. Przesuwając się w kierunku tylnym, wzrasta stopniowo wysokość żuchwy oraz jej szerokość, podobnie jak u *P. hislopi* (CHATTERJEE 1978: 96). Mniej więcej na długość żuchwy, licząc od końca przedniego, powierzchnia przyśrodkowa gałęzi żuchwy jest płaska z podłużnymi oraz łukowato zagiętymi w kierunku krawędzi brzusznej i grzbietowej delikatnymi prążkami (**Ryc. 17B**). Stanowi ona rozległe spojenie, łączące lewą i prawą żuchwę. Wspomniane prążkowanie ma charakterystyczny układ, widoczny na różnych okazach. W okolicy końca dalszego spojenia jest ono rozdzielone na dwie gałęzie – bardziej rozbudowaną w kierunku grzbieto-brzusznym zlokalizowaną przy grzbietowej krawędzi oraz nie tak obszerną umiejscowioną przy krawędzi brzusznej. Obie powierzchnie są rozdzielone bruzdą, która stopniowo zbliża się w kierunku brzusznej krawędzi żuchwy idąc w kierunku jej końca przedniego. Tym samym powierzchnia dolna stopniowo wyklinowuje się. Zaznaczyć należy fakt, iż spojenie budowane jest zarówno przez kość zębową (mniej więcej przednia połowa) oraz kość płatową. Na powierzchni bocznej kości zębowej, wzdłuż jej osi długiej obserwujemy dwie równoległe bruzdy biegnące do końca tylnego tej kości. Jeszcze przed końcem spojenia żuchwy, w widoku od strony bocznej, kość zębowa przestaje tworzyć dolną krawędź szczęki dolnej, którą teraz buduje kość płatowa. Tylny kraniec kości zębowej ma postać dwugałęzistego wyrostka stanowiącego przednią część zewnętrznego okna żuchwy.

### Kość płatowa (*spleniale*)

Kość płatowa wklinowuje się pomiędzy kości zębowe, zanikając mniej więcej na wysokości 1/3 długości spojenia żuchwy patrząc od jej końca przedniego (**Ryc. 16**). Od strony przyśrodkowej, idąc w kierunku stawu do połączenia z czaszką, kość płatowa jest

głównym elementem budującym wewnętrzną powierzchnię szczęki dolnej. Fragment tylnej krawędzi kości płatowej tworzy przednią część niewielkiego wewnętrznego okna żuchwy. Zewnętrzna (brzuszna) powierzchnia kości płatowej, u osobników na późnych etapach rozwoju osobniczego, ma nierówną powierzchnię.

### *Kość kąтова (angulare)*

Kość kąтова buduje brzuszną krawędź żuchwy w jej tylnej części, poniżej zewnętrznego okna żuchwy aż do samego jej krańca tylnego (**Ryc. 16**). W widoku z boku, w okolicy przedniej połowy zewnętrznego okna żuchwy, kość kąтова wklina się pomiędzy kość płatową, znajdującą się poniżej, a kość zębową, znajdującą się powyżej. Kość ta tworzy tylno-brzuszną krawędź wewnętrznego okna żuchwy. U osobników dojrzałych, podobnie jak kość płatowa (patrz wyżej), krawędź brzuszna kości kątowej ma nierówną powierzchnię zewnętrzną.

### *Kość przedstawowa (prearticulare)*

Kość przedstawowa jest usytuowana bezpośrednio nad kością kątową. Jej koniec przedni tworzy tylno-grzbietową krawędź wewnętrznego okna żuchwy, natomiast krawędź grzbietowa tej kości stanowi brzuszną część zagłębienia dla mięśni zamykających szczęki. Tylna część jest rozbudowa w postaci szerokiego wyrostka do kontaktu z kością stawową.

### *Kość nadkąтова (surangulare)*

Kość nadkąтова tworzy tylno-grzbietową część żuchwy od strony bocznej, stanowiąc ścianę boczną zagłębienia dla mięśni zamykających szczęki (**Ryc. 16A, Ryc. 17A i 18**). Na bocznej powierzchni tej kości widoczny jest wyraźny grzebień rozpoczynający się poniżej stawu łączącego żuchwę z czaszką i biegnący wzdłuż szczęki dolnej na wysokości górnej krawędzi zewnętrznego okna żuchwy. W okolicy końca tylnego tego grzebienia, tuż poniżej, powierzchnia kości nadkątowej jest pofałdowana, tworząc krótki grzebień skierowany w stronę tylno-brzuszną. W przeciwieństwie do rekonstrukcji szczęki dolnej *P. hislopi* (CHATTERJEE 1978: text-fig. 3b) kość stawowa nie

wyduje się być widoczna na bocznej stronie żuchwy, a kość nadkątowa łączy się bezpośrednio z tylną częścią grzbietowej krawędzi kości kątowej połączeniem wyrażonym w postaci falistej linii biegnącej na wysokości brzusznej krawędzi zewnętrznego okna żuchwy.

### *Kość stawowa (articulare)*

Kość stawowa jest widoczna, patrząc od strony bocznej, jedynie w okolicy krańca tylno-grzbietowego szczęki dolnej (*contra P. hislopi*; patrz wyżej). Patrząc od góry obserwujemy owalną, spłaszczoną od strony przednio-tylnej, wklęsłą powierzchnię tworzącą razem kością kwadratową z czaszki staw szczękowy (**Ryc. 18**). Powierzchnia ta nie jest jednolicie wklęsła i posiada wykształcone w okolicy centralnej, skierowane w stronę przyśrodkowo-przednią, siodło, po bokach którego znajdują się dwie wklęsłe powierzchnie. W widoku do tyłu widać wyraźnie, iż przyśrodkowa powierzchnia jest położona nieco niżej od tej znajdującej się po stronie bocznej. Po stronie tylnej rejonu stawu szczękowego obserwujemy dwie wklęsłe powierzchnie. Powierzchnia boczna, owalna patrząc od tyłu żuchwy, z wyraźnym spłaszczeniem bocznym, zapada aż do samego wyrostka zastawowego. Po jej stronie przyśrodkowej znajduje się mniejsza powierzchnia o pokroju zbliżonym do trójkąta. Obie struktury rozdziela grzebień biegnący od tylnej krawędzi stawu szczękowego do wyrostka zastawowego.

## CZASZKA

Czaszka reprezentowana jest przez liczne okazy, z czego 5 to prawie kompletne czaszki osobników zarówno młodych pod względem wieku osobniczego, jak i dojrzałych (holotyp *P. agnetis* sp. nov. ZPAL Ab III 200 – **Ryc. 19-27**; osobnik młodociany ZPAL Ab III 112 – **Ryc. 28 i 29**; osobnik w pełni dojrzały ZPAL Ab III 1943 – **Ryc. 30 i 31**).

### *Ogólne cechy czaszki*

Znane czaszki fitozaurów występujących w Krasiejowie wykazują cechy charakterystyczne dla innych przedstawicieli grupy nie należących do Phytosauridae (fitozaurów na poziomie zaawansowania ewolucyjnego *Paleorhinus/Parasuchus*).

Rostrum nie posiada grzebienia wzdłuż jego osi długiej. Nozdrza zewnętrzne nachylone są w stronę czubka pyska i znajdują się przed oknami przedoczodołowymi, które zlokalizowane są w obrębie zagłębień przedoczodołowych. Oczodoły skierowane są ku górze oraz na boki. W widoku z góry obserwujemy stosunkowo duże górne okna skroniowe oraz widoczne są nadal dolne/boczne okna skroniowe. Kości łuskowe nie wykształcają daleko wysuniętych w stronę doogonową wyrostków tylnych. Część tylna dachu czaszki nie jest wywinięta na stronę potyliczną (**Ryc. 20, 23 i 26**).

### *Kość przedszczękowa (premaxillare)*

Kość przedszczękowa jest silnie wydłużona, tworząc praktycznie całe rostrum czaszki. Na jej końcu przednim widzimy półowalną strukturę, podobną do tej obserwowanej na kości zębowej (patrz wyżej). Struktura ta wystaje bardziej w kierunku przednim w stosunku do kości zębowej, jednocześnie zawijając się łukowato w stronę brzuszną oraz obejmując niejako szczękę dolną. Nadaje to końcowi przedniemu pyska pokrój zbliżony do *Proterosuchidae* (np. *Proterosuchus* w WELMAN 1998: fig. 8) i niektórych *Erythrosuchidae* (np. *Garjania* w PARRISH 1992: fig. 3). Opisana struktura posiada cztery zębodoły, trzy duże i jeden mniejszy pomiędzy pozostałymi zębami w czaszce. Dodatkowo obserwujemy niewielką diastemę pomiędzy czterema zębami z końca przedniego pyska a resztą zębów kości przedszczękowej. W przerwę tą, podczas zamykania szczęk, wchodził trzeci (licząc od końca przedniego) duży ząb znajdujący się na kości zębowej. Widoczne jest to bardzo dobrze na artykułowanej czaszce ze szczęką dolną, zachowanej z zamkniętym pyskiem. Powierzchnia półowalnej struktury opisanej powyżej jest również pokryta otworami dla nerwów i naczyń krwionośnych. Pozostała powierzchnia kości szczękowej wykazuje pewne zmiany zachodzące w trakcie rozwoju osobniczego. U osobników najmłodszych (ZPAL Ab III 112) jest ona stosunkowo gładka, natomiast u osobników dojrzałych jest pofałdowana, osiągając apogeum wykształcenia tej cechy u osobników najstarszych (ZPAL Ab III 1943). Cecha ta może mieć charakter dymorfizmu płciowego, rozpoznanego już na czaszkach fitozaurów (ZEIGLER *et al.* 2003). Koniec tylny rostrum utworzonego przez kości przedszczękowe ma postać trójzęba, z najdłuższym wyrostkiem centralnym wnikałym pomiędzy kość przegrodowo-nosową i przednią część nozdrzy zewnętrznych oraz dwa krótsze wyrostki umiejscowione przed zewnętrznymi krawędziami tychże nozdrzy. Od strony podniebiennej kości przedszczękowe wykształcone są w postaci dwóch



wyrostków skierowanych w stronę tylną, pomiędzy które wklina się lemiesz. Połączenie pomiędzy kości przedszczękowymi, przebiegające wzdłuż linii pośrodkowej rostrum ulega spojeniu na późnym etapie ontogenezy. Większość osobników znanych z zapisu kopalnego posiada przesunięte względem siebie te kości, co wskazuje na stosunkowo luźne ich połączenie. U najstarszego pod względem ontogenezy osobnika z kolekcji IP PAN (okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 1943) wspomniany szew nie jest widoczny, a opisywane kości nie uległy przemieszczeniu. Stosunkowo późne, drastyczne zmiany morfologii stwierdzone zostały np. u dinozaurów (HORNER & GOODWIN 2009, SCANELLA & HORNER 2010), co uwiarygodnia możliwość zachodzenia przedstawionych zmian.

### *Kość przegrodowo-szczękowa (septomaxillare)*

Kość ta, razem z kośćmi nosowymi, tworzy przegrodę pomiędzy nozdrzami zewnętrznymi. Układ taki odpowiada temu, jaki występuje u gatunku *Parasuchus bransoni* (STOCKER 2010), gdzie wyrostek tylno-grzbietowy kości przedszczękowych wklina się pomiędzy kość przegrodowo-szczękową, zanikając na wysokości przednich końców nozdrzy zewnętrznych. Szew pomiędzy kością przegrodowo-szczękową a kośćmi nosowymi przebiega mniej więcej na wysokości 1/3 długości przegrody nosowej, patrząc od strony krańców przednich nozdrzy zewnętrznych.

### *Kość szczękowa (maxillare)*

Kontakt pomiędzy kością szczękową a przedszczękową rozpoczyna się tuż przed nozdrzem zewnętrznym po jego bocznej stronie. Szew łączący obie kości jest nachylony w kierunku przednio-brzusznym. Czaszka ZPAL Ab III 111 z ułamanym rostrum daje możliwość obserwacji kontaktu kości szczękowej i nosowej od wewnętrznej strony rostrum. Kontakt ten ma formę podłużnego zagłębienia na brzuszno-bocznej krawędzi kości nosowej i wpasowującego się w nie podłużnego wałka na grzbietowej krawędzi kości szczękowej. Na bocznej powierzchni kości szczękowej usytuowane jest okno przedoczodołowe zlokalizowane w obrębie zagłębienia przedoczodołowego, widocznego w okolicy jego przedniego i tylnego końca. Od strony podniebiennej kość szczękowa tworzy przednią krawędź nozdrza wewnętrznego.

### *Kość nosowa (nasale)*

Kości nosowe wchodzą pod postacią wyrostka przedniego pomiędzy nozdrza zewnętrzne, tworząc dla nich przegrodę z kością przegrodowo-nosową. Wyrostki przednio-boczne kości nosowych stanowią również krawędzie boczne nozdrzy zewnętrznych. Kontakt z kością szczękową przebiega powyżej zagłębienia przedoczodołowego, w okolicy jego krawędzi grzbietowej. Na wysokości ok. 2/3 długości tego zagłębienia (patrząc od strony przedniej) obserwujemy falisty szew łączący kość nosową z kością czołową i łzową. Powierzchnia grzbietowa kości łzowej jest delikatnie urzeźbiona nieregularnymi wałeczkami i rowkami.

### *Kość łzowa (lachrimale)*

Kość łzowa tworzy przednio-boczną krawędź oczodołu oraz tylną część zagłębienia przedoczodołowego. Od strony bocznej kontaktuje z kością szczękową (w swojej przedniej części) i kością jarzmową (w swojej tylnej części), natomiast od strony przyśrodkowej łączy się z kością przedczołową.

### *Kość przedczołowa (prefrontale)*

Kość przedczołowa tworzy przednio-przyśrodkową krawędź oczodołu. Jej krawędź boczna biegnie wzdłuż tylnogrzebietowej krawędzi zagłębienia przedoczodołowego, jednak jest ona od niego oddzielona przez kość łzową. Od strony przyśrodkowej kość przedczołowa kontaktuje z kością czołową (po jej stronie tylnej) i nosową (po jej stronie przedniej). Powierzchnia zewnętrzna kości przedoczodołowej jest delikatnie urzeźbiona, podobnie do kości nosowej (patrz wyżej).

### *Kość czołowa (frontale)*

Kości czołowe wklinowują się pomiędzy kości nosowe wyrostkiem przednim, tworząc falisty szew. Od strony bocznej krawędź kości czołowej kontaktuje (idąc od strony przedniej) z kością przedczołową i zączołową. Centralna część bocznej krawędzi

opisywanej kości tworzy przyśrodkową krawędź oczodołu. Powierzchnia, podobnie jak u pozostałych kości dachu czaszki, jest urzeźbiona.

### *Kość zaczolowa (postfrontale)*

Kość zaczolowa jest niewielkim elementem tworzącym tylno-przyśrodkową krawędź oczodołu. Kontaktuje się ona z kością czołową, ciemieniową oraz zaoczodołową. Jej powierzchnia jest urzeźbiona.

### *Kość zaoczodołowa (postorbitale)*

Kość zaoczodołowa tworzy przednio-boczną krawędź górnego okna skroniowego i tylno-boczną krawędź oczodołu. Od strony przyśrodkowej jej krawędź kontaktuje z kością zaczolową, z którą ma najdłuższy kontakt, oraz z kością ciemieniową. Kontakt z ostatnią z wymienionych kości ma postać krótkiego wyrostka ciemieniowego. Od strony bocznej kość zaoczodołowa ma kontakt z kością jarzmową pod postacią wyrostka jarzmowego kości zaoczodołowej oraz wyrostka łuskowego z kością łuskową, który to wyrostek stanowi  $\sim 1/3$  belki zaoczodołowo-łuskowej.

### *Kość jarzmowa (jugale)*

Kość jarzmowa buduje tylno-boczną część czaszki gatunku *P. agnetis* sp. nov. Jej przednio-brzusznym kraniec kontaktuje się z kością szczękową przy tylno-brzuszej krawędzi zagłębienia przedoczodołowego. Kontakt ten ma postać szwu skierowanego w kierunku tylno-brzusznym. Idąc w stronę przyśrodkową, kość jarzmowa łączy się z kością łzową. Krawędź przyśrodkowa opisywanej kości, podobnie do *Parasuchus hislopi* (CHATTERJEE 1978: text-fig. 2) a w odróżnieniu od *P. bransoni* (LEES 1907: fig. I i HUNT & LUCAS 1991: text-fig. 4c) tworzy praktycznie całą krawędź boczną oczodołu. Wyrostek tylny-grzbietowy tej kości łączy się za oczodołem z wyrostkiem jarzmowym kości zaoczodołowej. Wyrostek tylny kości jarzmowej kontaktuje z kością kwadratową i kwadratowo-jarzmową, tworząc jednocześnie brzuszną krawędź dolnego okna skroniowego. W okolicy przedniej części brzuszej krawędzi oczodołu, tuż poniżej obserwujemy ok. 0,5cm długości grzbieciki zlokalizowane prostopadle względem

krawędzi oczodołu. W widoku z boku grzbieciki te wykazują wyniesioną centralną część, która nadaje im postać podłużnych guzków.

### *Kość ciemieniowa (parietale)*

Kość ciemieniowa łączy się z kością czołową, zczołową, zaoczodołową i łuskową. Kontakt z pierwszą z wymienionych kości ma postać wyrostka przedniego wchodzące wzdłuż osi czaszki pomiędzy kości czołowe. Wyrostek ten jest tępo zakończony, podobnie jak u gatunku *P. bransoni* (LEES 1907: fig. I i HUNT & LUCAS 1991: text-fig. 4c). U indyjskiego *P. hislopi* wyrostek ten wklinowuje się pomiędzy kości czołowe (CHATTERJEE 1978: text-fig. 2). Wyrostki boczne kości czołowych łączą się z wyrostkami ciemieniowymi kości zaoczodołowej. W okolicy tylnej krawędzi czaszki kość ciemieniowa tworzy razem z kością łuskową belkę ciemieniowo-łuskową, stanowiącą tylno-przyśrodkową krawędź górnego okna skroniowego oraz górną krawędź okna zaskroniowego. Powierzchnia zewnętrzna tej kości również jest urzeźbiona.

### *Kość łuskowa (squamosum)*

Kość łuskowa tworzy większą część krawędzi górnego okna skroniowego w jego tylnej części. Z kością zaoczodołową łączy się wyrostkiem przednim, najdalej wysuniętym w stronę przednią pyska, wzdłuż bocznej krawędzi górnego okna skroniowego. Na tej krawędzi przebiega również wałek, który płynnie przechodzi na kość zaoczodołową, zlewając się z jej powierzchnią. Wałek ten, na kości łuskowej podzielony jest płytką bruzdą wzdłuż na dwie części. Wyrostek tylny kości łuskowej nie jest wyraźnie rozbudowany w stronę tylną i nie posiada prawdziwego hakowatego wyrostka jak u zaawansowanych fitozaurów (np. BALLEW 1989: 317). Tylne części czaszki nie jest również wygięta na stronę potyliczną, co wskazuje na bazalną pozycję materiału polskiego względem Phytosauridae. Mniej więcej połowa wyrostka przedniego kości łuskowej, tworzącego belkę zaoczodołowo-łuskową, jest urzeźbiona.

### Kość kwadratowa (*quadratum*)

Kość kwadratowa łączy się wyrostkiem grzbietowym z kością łuskową. W widoku od strony tylnej jest rozbudowana przyśrodkowo-bocznie tworząc powierzchnię do połączenia z kością stawową żuchwy. Powierzchnia ta jest bardzo delikatnie wypukła. Jej kłykieć przyśrodkowy jest położony nieznacznie niżej niż kłykieć boczny. W kierunku przednio-przyśrodkowym kość kwadratowa tworzy wyrostek do kontaktu z wyrostkiem kwadratowym kości skrzydłowej.

### Kość kwadratowo-jarzmowa (*quadrato-jugale*)

Kość kwadratowo-jarzmowa w widoku z boku jest mniej więcej trójkątna. Jej kontakt z kością jarzmową ma postać krawędzi zapadającej w kierunku tylnobrzusznym. Górna krawędź kości kwadratowo-jarzmowej biegnie natomiast w kierunku tylnogrzbietowym, tworząc kontakt z wyrostkiem kwadratowo-jarzmowym kości łuskowej. Otwór kwadratowy (*quadrata foramen*) jest skierowany bardziej w kierunku tylnym niż u *P. bransoni* TMM 31025-172 (STOCKER 2010: 1011).

### Kość podniebienna (*palatinum*)

Kości podniebienne tworzą całe przyśrodkowe krawędzie otworów podoczodołowych oraz większość bocznych krawędzi nozdrzy wewnętrznych. Przednia część nozdrzy wewnętrznych jest tworzona przez kości szczękowe, tym samym polska populacja fitozaurów nie wykazuje kontaktu pomiędzy kośćmi podniebiennymi a przedszczękowymi, uznanymi za jedną z synapomorfii Phytosauria przez SERENO (1991: 16-17). Wg STOCKER (2010) kontakt pomiędzy tymi dwoma kośćmi jest nieobecny jedynie u najbardziej bazalnego taksonu *Wannia scurriensis*.

### Lemiesz (*vomer*)

Okolice podniebienia czaszek polskich fitozaurów są zwykle źle zachowane ze względu na ich delikatną budowę w tej okolicy. Utrudnia to zweryfikowanie przebiegu szwów niektórych kości budujących podniebienie osobników z krasiejowskiej populacji.

Kość lemieszowa wklinowuje się wąskim wyrostkiem pomiędzy kości przedszczękowe przed nozdrzami wewnętrznymi. Tworzy ona tym samym większość krawędzi przyśrodkowych tych nozdrzy. Niestety ze względu na stan zachowania trudno jest określić kontakt lemiesza z kośćmi skrzydłowymi. Najprawdopodobniej ma on postać U-kształtnego wyrostka tylnego lemiesza wchodzącego pomiędzy kości skrzydłowe, podobnie jak przedstawił to SERENO (1991: fig. 15D).

### *Kość skrzydłowa (pterygoideum)*

Podobnie jak w przypadku lemiesza, kość skrzydłowa również jest słabo zachowana. Najlepiej widoczna jest ona na okazie ZPAL Ab III 200. W części przedniej każda z kości skrzydłowych tworzy wyrostek skierowany w stronę przednio-boczną, stanowiący niewielki fragment tylnego krańca nozdrzy wewnętrznych. Tym samym tworzy się U-kształtne zagłębienie na wyrostek tylny lemiesza (patrz wyżej). Wzdłuż kości skrzydłowych biegną grzebienie zbliżające się do płaszczyzny pośrodkowej w okolicy lemiesza i kontynuujące się bezpośrednio na jego powierzchni. Grzebienie biegną również od środka kości skrzydłowych wzdłuż tylnych krawędzi ich wyrostków bocznych, służących do kontaktu z kością zewnętržno-skrzydłową. Kości skrzydłowe łączą się z kośćmi kwadratowymi wyrostkami tylnno-bocznymi.

### *Kość zewnętržno-skrzydłowa (ectopterygoideum)*

Trzon kości zewnętržno-skrzydłowej jest wąski z części centralnej, natomiast koniec bliższy i dalszy są rozbudowane do kontaktu z kością skrzydłową oraz jarzmową i szczękową.

### *Kość nadpotyliczna (supraoccipitale)*

Kość nadpotyliczna mniej więcej pokrój trójkątny. Jej kontakt z kością ciemieniową przebiega w zagłębieniu na stronie potylicznej czaszki, pomiędzy górnymi oknami skroniowymi. Powierzchnia zewnętrzna tworzona przez kości nadpotyliczne jest nieznacznie wklęsła z delikatnym grzebieniem w okolicy szwu pomiędzy obiema kośćmi potylicznymi. Krawędź tylnno-brzuszna kości potylicznych stanowi „zadaszenie”

dla otworu wielkiego. W kierunku bocznym kość potyliczna wykształca niewielki wyrostek łączący się z wyrostkiem bocznym kości zewnętrzno-potylicznej.

### *Kość zewnętrzno-potyliczna (exoccipitale=processus paroccipitalis)*

Kość zewnętrzno-potyliczna tworzy boczną i brzuszłą krawędź otworu wielkiego. W stronę boczną kość ta jest wykształcona w postaci wyrostka bocznego, rozszerzającego się wiosłowato w stronę końca dalszego. Wzdłuż jego krawędzi grzbietowej, pomiędzy wyrostkiem bocznym kości zewnętrzno-potylicznej a kością łuskową obserwujemy spłaszczony grzbieto-brzusznie, soczewkowaty otwór zapotyliczny. W stronę brzuszłą kości zewnętrzno-potyliczne wykształcają wyrostki zakończone powierzchniami łączącymi się z kością podstawno-potyliczną.

### *Kość podstawno-potyliczna (basioccipitale)*

Kość podstawno-potyliczna tworzy owalny, mający postać półkuli, kłykieć potyliczny. Tuż za nim, idąc w stronę czubka pyska, obserwujemy delikatnie tylko przewężoną, w stosunku do średnicy kłykcia, szyjkę kości podstawno-potylicznej. Na jej brzusznej stronie, w płaszczyźnie pośrodkowej, obserwujemy wąskie, rozciągnięte w kierunku przednio-tylnym zagłębienie, kontynuujące się do granicy z kością podstawno-skrzydłową. Na krańcu przednim kości podstawno-potylicznej, w miejscu kontaktu z kością podstawno-skrzydłową, opisywany element rozbudowuje się na boki w postaci dwóch wyrostków, tworzących tylną część wyrostków/guzków (*basitubera*) utworzonych wspólnie przez kości podstawno-potyliczną i podstawno-skrzydłową, na ich wzajemnym kontakcie.

### *Kość podstawno-skrzydłowa (basisphenoidale)*

Tylny kraniec kości podstawno-skrzydłowej, podobnie jak przedni kraniec kości podstawno-potylicznej, ma postać rozbudowanych na boki dwóch wyrostków, tworzących przednią część wyrostków/guzków (*basitubera*) usytuowanych na kontakcie tychże kości. Idąc w stronę przednią pyska obserwujemy dwa krótsze wyrostki, skierowane w kierunku przednio-bocznym, służące do kontaktu z kośćmi

skrzydłowymi. Na krańcu przednim kości podstawno-skrzydłowej widoczny jest dłuższy (w porównaniu do opisanych przed chwilą) wyrostek (*cultiform process*), rozbudowany w stronę przednią pyska. Na stronie brzusznej kości podstawno-skrzydłowej widoczne jest zagłębienie o pokroju trapezu.

## Zęby

Zęby gatunku *P. agnetis* sp. nov. z Krasiejowa stanowią, podczas pisania tej pracy, przedmiot badań magisterskich, dlatego nie będą szczegółowo opisane w tym opracowaniu.

W przedniej części pyska, na samym krańcu rostrum, obserwujemy największe zęby, służące najprawdopodobniej do łapania ofiary. Są one stosunkowo podłużne i smukłe. Przesuwając się w kierunku stawu szczękowego, morfologia zębów przez większość długości szczęki oraz żuchwy nie zmienia się. Zęby są tego samego kształtu, co te opisane z przedniego krańca rostrum, różniąc się od nich wielkością. W okolicy policzkowej części czaszki oraz żuchwy, na długości mniej więcej od połowy nozdrzy zewnętrznych do ostatniego zębodołu, morfologia zębów zmienia się. Są one wyraźnie bocznie spłaszczone i o trójkątnym pokroju w widoku z boku. Zmiana kształtu zębów w szczękach górnej i dolnej pozwala określić uzębienie *P. agnetis* sp. nov. z Krasiejowa jako pseudoheterodontyczne (HUNGERBÜHLER 2000).

Na zębach z Krasiejowa widoczne są krawędzie z dodatkowym ząbkowaniem, rozciągające się wzdłuż korony. Wszystkie zęby w przekroju poprzecznym są niesymetryczne, z mniej wybrzuszoną stroną językową i bardziej rozbudowaną stroną policzkową. Jest to typowa cecha uzębienia fitozaurów (HUNGERBÜHLER 2000).

Na podstawie badań dostępnego materiału kostnego fitozaurów z górnego triasu Krasiejowa oraz porównań do znanych z innych lokalizacji taksonów należących do Phytosauria, stworzona została rekonstrukcja całego szkieletu z zarysem sylwetki, obrazująca prawdopodobny wygląd gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. (**Ryc. 32**). Rekonstrukcja ta pozbawiona jest pancerza osteodermalnego, którego skąpy materiał kopalny nie pozwolił na próbę odpowiedzi na pytanie jak dokładnie rozmieszczone były oraz jak wyglądały poszczególne płytki.



## 7. PATOLOGICZNA KOŚĆ RAMIENIOWA

Badania patologii kości są częścią nauk medycznych zajmujących się wszelkiego rodzaju nieprawidłowościami w obrębie szkieletu, wywołanymi chorobami bądź urazami, które możemy zidentyfikować przy użyciu metod mikro- i/lub makroskopowych. Do metod tych należą ogólne badania morfologii kości, badania osteohistologiczne oraz radiologiczne. Część z tych badań skupia się na poznaniu „...chorób, które możemy rozpoznać w szczątkach ludzkich i zwierzęcych z dawnych czasów...” (RUFFER 1914, tłumaczenie własne) i nazywamy je wtedy paleopatologiami. Początki badania patologii w zapisie kopalnym sięgają XVIII wieku kiedy to pewne nieprawidłowości w wykształceniu szkieletu wymarłych zwierząt dostrzegli MARSIGLI (1726) i ESPER (1774) (fide BARTOSIEWICZ 2008). Kolejne prace tworzące podwaliny pod dzisiejsze rozumienie paleopatologii dotyczyły między innymi złania się kręgów u środkowojurajskiego dinozaura drapieżnego z Francji z gatunku *Poikilopleuron bucklandii* (EUDES-DESLONGCHAMPS 1838; patrz również ALLAIN & CHURE 2003).

Sam termin „paleopatologia” został użyty po raz pierwszy dopiero ponad pół wieku później przez M. A. RUFFERA jako jeden z rezultatów badań nad mumiami egipskimi (RUFFER 1914). R. L. MOODIE był pierwszym badaczem, który rozpoczął rozległe prace nad wspomnianą dziedziną wiedzy, czego efektem są liczne publikacje opisujące różnego rodzaju paleopatologie zaobserwowane u organizmów wymarłych (np. MOODIE 1916, 1918 a & b, 1920, 1921, 1922, 1923; patrz również spis literatury w HANNA 2002). Późniejsze badania prowadzone przez innych naukowców dostarczyły prac na temat kolejnych przykładów paleopatologii, skupiając się głównie na dinozaurach, kopalnych ssakach i ludziach (np. LOVELL 1997, TANKE & CURRIE 1998, WOLFF *et al.* 2009; patrz również przegląd badań paleopatologicznych w ROTHSCCHILD & MARTIN 2006). Jednym

z ciekawszych przykładów dotyczących wspomnianego zagadnienia jest odkrycie w roku 1991 w późnojurajskich osadach Formacji Morrison (USA) niemal kompletnego szkieletu prawie dorosłego osobnika dinozaura drapieżnego *Allosaurus fragilis* (okaz o numerze katalogowym MOR 693 nazwany „Big Al”). Szkielet tego osobnika jest dotknięty licznymi patologiami różnego typu, występującymi niemal w każdej części jego ciała (HANNA 2002).

Większość przykładów paleopatologii opisanych w literaturze dotyczy różnego rodzaju złamań stowarzyszonych z utworzeniem tkanki przyrannej (tzw. kalus) i/lub chorobami zakaźnymi lub deformacjami (np. TANKE & ROTHSCILD 2002). Niestety opisy te są zwykle niezbyt szczegółowe. Patologie takie jak plastyczne deformacje kości są absolutną rzadkością i nie poświęcono im jak dotąd odpowiedniej uwagi. W rozdziale tym przedstawiam pierwszy przykład plastycznego odkształcenia kości długiej zaistniałego na pewien czas przed śmiercią przedstawiciela Phytosauria pochodzącego z osadów późnego triasu (karnik) południowej Polski. Przedyskutowane zostanie również wykształcenie omawianej deformacji oraz jej przyczyny i wpływ na życie tego konkretnego osobnika. Przypadek zaistnienia tego typu deformacji jest jej pierwszym, według mojej wiedzy, przykładem w obrębie Crurotarsi/Pseudosuchia (jeśli fitozaurowie należą do tego taksonu; patrz NESBITT 2011).

### *Materiały i metodyka badań*

Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 725, będący tematem niniejszego rozdziału, reprezentuje lewą patologiczną kość ramieniową prawie dojrzałego osobnika fitozaura z gatunku *P. agnetis* sp. nov. (**Ryc. 33**). Okaz znajduje się w kolekcji Instytutu Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk (ZPAL) w Warszawie. Pochodzi on z późnotriasowego stanowiska w Krasiejowie, tak jak i inne opisywane tu okazy.

W celu dokładnego oszacowania zmian powstałych na skutek deformacji i prawidłowego określenia czasu jej wystąpienia okaz ZPAL Ab III 725 został porównany do innych kości ramieniowych, szczególnie do pochodzących od osobników będących na tym samym stopniu rozwoju ontogenetycznego, z Krasiejowa. Dodatkowo wykonano zdjęcia rentgenowskie badanej kości celem przyjrzenia się grubościom ścianek kości wokół miejsca wystąpienia patologii.

## Opis okazu ZPAL Ab III 725

Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 725 jest prawie kompletną lewą kością ramieniową fitozaura z gatunku *P. agnetis* sp. nov. Zarówno bliższa jak i dalsza nasada zostały zachowane. Ogólnie okaz jest dobrze zachowany jednak widoczne są pęknięcia i ubytki kości, głównie na jej tylnej stronie i w obrębie połowy dalszej. Zewnętrzna powierzchnia kości nie jest zwietrzała, co pozwala na jej dokładne oględziny. Jest ona pokryta dużą liczbą bardzo małych, owalnych zagłębień ustawionych wzdłuż osi długiej kości. Zagłębienia te nie mają pochodzenia patologicznego (patrz *Dyskusja* poniżej). Cały okaz jest wygięty w okolicy nieznacznie poniżej środka trzonu, w kierunku przodobocznym o ok. 40°. Wygięcie to nie jest obserwowane u innych okazów należących do Phytosauria z tego samego stanowiska jak również fitozaurów ogólnie (patrz np. CHATTERJEE 1978, GOZZI & RENESTO 2003) i jest zinterpretowane jako patologiczne.

## Dyskusja

Paleopatologie nie są zbyt często znajduwane i opisywane u przedstawicieli Phytosauria. Pierwszym ich przykładem, będącym jednym z niewielu opisów nieprawidłowości w obrębie szkieletu przedstawicieli tej grupy, była praca ABEL'a (1922) dotycząca narośli na rostrach fitozaurów uznanych przez niego za tkankę patologiczną o podłożu urazowym. ABEL (1922) zinterpretował je jako zagojone rany powstałe podczas walk wewnątrzgatunkowych. MOODIE (1922) zrewidował diagnozę ABELA, argumentując iż „...nie podał on żadnych pozytywnych dowodów anatomicznych bądź opierających się na badaniach patologicznych świadczących iż narośle te... są tkanką patologiczną o podłożu urazowym... jeśli w ogóle mają naturę patologiczną...” (MOODIE 1922, tłumaczenie własne). Jak słusznie zauważył MOODIE, „patologiczna tkanka” badana przez ABELA jest symetrycznie wykształcona wzdłuż osi długiej rostrów poszczególnych osobników. MOODIE nie zdecydował się na ponowną interpretację tych narośli, czekając na nowe dowody dotyczące ich powstania oraz na klaryfikację systematyki Phytosauria (pomimo faktu iż pokrewieństwa filogenetyczne wewnątrz Phytosauria nadal nie są w pełni zrozumiałe (patrz np. BALLEW 1989, HUNT & LUCAS 1991) wiemy, że symetryczne struktury obserwowane przez ABELA mają znaczenie dla taksonomii i dymorfizmu płciowego fitozaurów (BALLEW 1989)). Jednakże niektóre okazy przedstawicieli

Phytosauria, np. opisany przez CAMPA (1930) okaz zaliczany do rodzaju *Nicrosaurus*, posiadają blizny mogące powstać na skutek walk wewnątrzgatunkowych, toczonych również przez wymarłe i współczesne krokodyle (RUBEN 1990, KATSURA 2004, ROTHSCCHILD 2008). Niedawno VINER *et al.* (2008) wstępnie opisali liczne patologie sklasyfikowane jako zapalenie szpiku kostnego widoczne na niemal kompletnym szkielecie fitozaura (okaz USNM 18313) z niższych warstw Chinle Group w Arizonie.

Powyższe przykłady to jedyne, jak do tej pory, doniesienia o patologiach w obrębie Phytosauria, co w połączeniu ze stosunkowo niską frekwencją materiału pozaczaszkowego dla tej grupy czyni opisywaną kość ramieniową wyjątkowym przypadkiem.

W celu poprawnej identyfikacji badanej paleopatologii, określenia jej podłoża i wpływu na życie danego osobnika, należy odpowiedzieć na kilka pytań. Po pierwsze na jakim mniej więcej stopniu rozwoju osobniczego był okaz ZPAL Ab III 725 w chwili śmierci. Wymiary omawianego okazu świadczą iż był on najprawdopodobniej na progu osiągnięcia dorosłości. W lepszym oszacowaniu wieku ontogenetycznego pomocna byłaby analiza osteohistologiczna, jednak zważywszy na konieczność zniszczenia okazu podczas przygotowywania preparatów (CHINSAMY & RAATH 1992) i wyjątkowość badanego okazu nie zdecydowałem się na jej wykonanie. Pomocne może być niesklejone pęknięcie okazu ZPAL Ab III 725 zlokalizowane nieznacznie poniżej środka trzonu gdzie nastąpiło jego wygięcie, co daje nam możliwość makroskopowego obserwowania przekrojów kości.

Jama szpikowa jest stosunkowo mała i została wypełniona osadem i minerałami wykrystalizowanymi po śmierci osobnika. Kość korowa jest stosunkowo gruba (**Ryc. 34B**). Dokładniejsza analiza wykazuje obecność jasnych i ciemnych stref, biegnących współkształtnie do powierzchni przekroju poprzecznego, co świadczy o strefowości. Najprawdopodobniej kość korowa na tym etapie rozwoju jest zbudowana głównie z kości o równolegle ułożonych włóknach kolagenu (BRONOWICZ 2009; patrz również rozdział *Osteohistologia*). Nie obserwujemy również rozbudowanego procesu przebudowy Haversa, skutkującego dużą ilością pustek resorpcyjnych w obrębie szlif. Jak wspomniano wcześniej na powierzchni kości widoczne są drobne owalne zagłębienia, skupione miejscami w bardziej zagęszczone pola. Niektóre z tych zagłębień są najprawdopodobniej miejscami przyczepu ścięgien mięśni (cięższe skupiska), natomiast pozostałe to zapewne nie w pełni wykształcone kanały dla naczyń krwionośnych. Oba rodzaje zagłębień nie wskazują iż są to patologie. Powyższe dowody

przemawiają iż osobnik ZPAL Ab III 725 stał na progu dojrzałości w momencie swojej śmierci (BRONOWICZ 2009; patrz również rozdział *Osteohistologia*).

Kolejną kwestią jaką należy rozpatrzyć jest możliwość powstania deformacji po śmierci badanego osobnika. Zwykle wystawienie szczątków organizmu (w tym wypadku kości) na działanie czynników zewnętrznych (takich jak np. wietrzenie) oraz możliwość deptania ich przez inne organizmy powoduje powstawanie spękań i w rezultacie ich niszczenie (BEHRENSMEYER 1978, MYERS *et al.* 1980, BEHRENSMEYER *et al.* 1986, FIORILLO *et al.* 2000, RYAN *et al.* 2001). Tego typu defekty szczątków kopalnych są typowe, szczególnie dla okazów z dawnych epok geologicznych wystawionych na działanie różnych czynników przez długi okres czasu (FIORILLO *et al.* 2000, RYAN *et al.* 2001, GATES 2005). Zwykle pęknięcia elementów kostnych bez śladów gojenia i obecności tkanek przyrannych są interpretowane jako powstałe po śmierci organizmu (patologia pośmiertna, ang. *post-mortem pathology*). Jednak patologie powstałe tuż przed śmiercią (ang. *peri-mortem pathology*; patologie związane ze śmiercią organizmu, powstałe tuż przed lub jako bezpośrednia przyczyna śmierci, brak w ich przypadku śladów gojenia i tkanek przyrannych) lub na pewien czas przed śmiercią (ang. *ante-mortem pathology*; patologie powstałe na dłuższy czas przed śmiercią, zwykle obserwujemy ślady gojenia i tkanki przyranne) również mają miejsce. Głównym pytaniem, na jakie należy odpowiedzieć w tym akapicie jest to jak przedstawia się geologia i tafonomia stanowiska w Krasiejowie, z którego pochodzi okaz ZPAL Ab III 725. Jak dotąd ukazało się jedynie kilka prac dotyczących tego zagadnienia (SZULC 2005, ZATOŃ *et al.* 2005, GRUSZKA & ZIELIŃSKI 2008, BODZIOCH & KOWAL-LINKA 2012). Opublikowane badania i wieloletnie prace wykopaliskowe prowadzone w Krasiejowie oraz duża liczba badaczy w nie zaangażowanych, jest w stanie dać nam pewien ogłęd tej kwestii. Wspomniane stanowisko zdominowane jest przez mułowce i iłowce z przeławiczeniami ziarnitu deponowane w środowiskach jeziornych i rzecznych (DZIK *et al.* 2000, DZIK & SULEJ 2007, NIEDŹWIEDZKI & BRONOWICZ 2008). Wyróżniamy dwa główne poziomy, w których prowadzone są prace i z których pochodzą okazy. Pierwszy, górny poziom reprezentujący środowisko rzeczne i drugi, dolny (poziom, z którego pochodzą m.in. okazy oznaczone jako gatunek *P. agnetis* sp. nov.) deponowany w środowisku jeziornym. Osady te nie wykazują silnej kompaktacji diagenetycznej, co może potwierdzać przykładowo stan zachowania muszli małży (DZIK *et al.* 2000, DZIK & SULEJ 2007). Niektóre z kości są oblepione konkrecjami wapiennymi, powstałymi wokół gnijącej materii organicznej. Zwykle znajduwane są izolowane okazy jednak artykułowane

szkielety również są obecne. Stan zachowania większości okazów jest dobry, co wynika głównie z drobnoziarnistego osadu, który okleił poszczególne kości zabezpieczając je przed działaniem padlinożerców i pozwalając na zachowanie często delikatnej ornamentacji widocznej na ich powierzchniach. Jest mało prawdopodobne aby opisane powyżej warunki panujące w środowisku sedymentacji stanowiska w Krasiejowie były odpowiedzialne za rodzaj deformacji widoczny na okazie ZPAL Ab III 725. Opisywana kość ramieniowa nie jest silnie spękana a jej powierzchnia jest dobrze zachowana. Dodatkowo, według mojej wiedzy, podobne deformacje nie zostały stwierdzone na żadnym okazie odnalezionym do tej pory (prace wykopaliskowe prowadzone są we wspomnianym stanowisku od 1993). Przedstawione dowody świadczą iż deformacja okazu ZPAL Ab III 725 nastąpiła na pewien czas przed bądź bezpośrednio przed momentem śmierci. Patologia pośmiertna okazu jest w tym wypadku wykluczona.

Kolejnym krokiem jest stwierdzenie dokładnego czasu powstania deformacji (czy wystąpiła ona na pewien czas przed lub tuż przed śmiercią) oraz określenie jej wykształcenia i wpływu na życie osobnika, u którego została zidentyfikowana. Zwykle paleopatologie są reprezentowane przez złamania (np. LOVELL 1997, HANNA 2002) stowarzyszone bądź nie z tkanką przyraną (zależnie od czasu powstania patologii; patrz wyżej). W przypadku okazu ZPAL Ab III 725 nie są widoczne żadne ślady złamań. Omawiana kość ramieniowa jest wygięta w kierunku przednio-bocznym w okolicy nieznacznie poniżej środka trzonu. Cechy te wskazują na plastyczne odkształcenie kości, patologię rzadko spotykaną w zapisie kopalnym i tym samym niezbyt dobrze poznaną (STUART-MACADAM *et al.* 1998). Podobne patologie występują u współczesnych zwierząt (np. ludzi) i zdarzają się głównie u młodych osobników, ponieważ nie w pełni dojrzała kość jest bardziej elastyczna i tym samym mniej podatna na złamania (BORDEN 1974, RANG 1974, CAIL *et al.* 1978, GRIFFITH *et al.* 2005, WHEATLEY 2008). Plastyczne deformacje kości zdarzają się również u dojrzałych osobników, jednak są rzadziej spotykane (BHASKAR & SHAH 1996, STUART-MACADAM *et al.* 1998, TADA *et al.* 2008). Pomijając fakt wieku osobnika, przyczyny wystąpienia plastycznego odkształcenia elementów kostnych mogą być różne, np. nieprawidłowe wchłanianie przez organizm składników odżywczych, wady wrodzone (np. wystąpienie wrodzonych stawów rzekomych), nieprawidłowe ułożenie płodu w macicy, łamliwość kości czy różnego rodzaju urazy (SWISCHUK & JOHN 1995, STUART-MACADAM *et al.* 1998, MAHNKEN *et al.* 2001). W przypadku osobnika z Krasiejowa uraz jest najbardziej prawdopodobną przyczyną wystąpienia deformacji, ponieważ niewidoczne są żadne przesłanki mogące świadczyć za

chorobowym podłożem tej paleopatologii, jak np. nieregularne struktury na periosteum bądź inne anormalne zmiany powierzchni zewnętrznej kości. Nie stwierdzono obecności dodatkowych deformacji, np. w okolicy nasady bliższej (pomijając wspomniane już wygięcie w okolicy środka trzonu kości, jej morfologia jest zgodna z innymi okazami należącymi do rodzaju *Parasuchus* i fitozaurami ogólnie). Świadczy to dodatkowo, iż deformacja musiała wystąpić na późniejszych etapach rozwoju osobniczego, gdyż nie obserwujemy żadnych wad rozwojowych, które musiałyby wystąpić w przypadku wady wrodzonej bądź powstania jej na wczesnych etapach ontogenezy. Co jest charakterystyczne dla plastycznego odkształcenia kości, obserwujemy pogrubienie kości korowej w okolicy gdzie wystąpiła deformacja, po wklęsłej stronie wygięcia (BORDEN 1975, CAIL *et al.* 1978, STUART-MACADAM *et al.* 1998). Nieznaczne pogrubienie ścianek kości jest również widoczne na pozostałych ściankach kości. Wspomniane pogrubienie możemy zaobserwować na naturalnym przekroju kości, zlokalizowanym tuż poniżej miejsca wygięcia trzonu (**Ryc. 34B, C**). Pogrubienie kości korowej da się również dostrzec na zdjęciach rentgenowskich bezpośrednio w okolicy gdzie wystąpiło wygięcie trzonu (**Ryc. 35**). Porównanie zdjęć rentgenowskich okazu ZPAL Ab III 725 do podobnych zdjęć współczesnych przypadków wystąpienia tego typu patologii (BORDEN 1975: fig.2, CAIL *et al.* 1978: fig. 2) wykazuje ewidentne podobieństwa pomiędzy wymarłymi a współczesnymi zwierzętami jeśli chodzi o jej wykształcenie. Według STUART-MACADAM *et al.* (1998: tab. 3) plastyczne odkształcenia kości są często stowarzyszone z zapaleniem okostnej. Okaz ZPAL Ab III 725 nie wykazuje żadnych śladów jakiegokolwiek reakcji okostnej na wystąpienie deformacji, jednak periosteum nie zawsze reaguje w podobny sposób (np. BORDEN 1975: fig. 6) i nie możemy oczekiwać takiej samej jego odpowiedzi na urazy w każdym przypadku. Co ważne, jak wspomniałem wcześniej (patrz rozdział *Charakterystyka Phytosauria*), stwierdzono wiele podobieństw pomiędzy fitozaurami a współczesnymi krokodylami (HUNT 1989, RUBEN 1990, BUFFETAUT 1993, SENTER 2002), które znane są z wyjątkowo silnego układu odpornościowego i „...często udaje im się przetrwać poważne zranienia dzięki szybkiemu gojeniu, zawsze bez wystąpienia zakażenia...” (SIRUNTAWINETI *et al.* 2003, tłumaczenie własne; patrz również IRWIN 1996). Biorąc pod uwagę liczne podobieństwa obu grup, można by spekulować na temat podobnej fizjologii u fitozaurów, co skutkowałoby brakiem reakcji periosteum na wystąpienie deformacji. Widoczne zwiększenie grubości kości korowej świadczy również, iż patologia nie wystąpiła bezpośrednio przed śmiercią osobnika, z którego pochodzi okaz ZPAL Ab III 725, co przemawia za znacznym odstępem czasowym

między momentem jej zaistnienia a zakończeniem życia osobnika (ang. *ante-mortem pathology*).

Podsumowując, paleopatologia widoczna na okazie ZPAL Ab III 725 jest przykładem plastycznego odkształcenia kości, rzadko występującego zarówno w zapisie kopalnym jak i u osobników na późniejszych etapach rozwoju ontogenetycznego. Najprawdopodobniej miała ona miejsce na pewien czas przed śmiercią badanego osobnika. Klasyfikacja tej deformacji jest poparta brakiem śladów choroby, zwiększoną grubością kości korowej w okolicy wygięcia kości oraz tafonomią stanowiska w Krasiejowie, z którego pochodzi omawiana kość ramieniowa. Jest to pierwszy przykład plastycznej deformacji kości u przedstawiciela *Crurotarsi/Pseudosuchia*.



## 8. ILE TAKSONÓW FITOZAUROW WYSTĘPOWAŁO W KRASIEJOWIE ?

Jeden z najbardziej bazalnych obecnie rodzajów zaliczanych do Phytosauria – *Parasuchus* – znany jest z formacji późnotriasowych z różnych miejsc na kuli ziemskiej, będących oddalonymi od siebie rejonami w obrębie Pangei (**Ryc. 1**). Formacja Popo Agie ze Stanów Zjednoczonych dostarczyła, oprócz rodzaju *Parasuchus* (*P. bransoni* WILLISTON, 1904), również bardziej zaawansowanego fitozaura z rodzaju *Angistorhinus* (*A. grandis* MEHL, 1913). Z formacji Argana z Afryki Północnej pochodzi młodociany okaz bazalnego fitozaura nie zaliczającego się do Phytosauridae (FARA & HUNGERBÜHLER 2000) oraz, podobnie jak wyżej, rodzaj *Angistorhinus* (*A. talanti* DUTUIT, 1977). Z osadów formacji Maleri z Indii opisany został rodzaj *Parasuchus* (*P. hislopi* LYDDEKER, 1885). VON HUENE opisał z tej formacji również fragmentaryczne duże rostrum oraz niekompletną żuchwę fitozaura nazwanego przez niego „aff. *Brachysuchus*” *maleriensis* (VON HUENE 1940). CHATTERJEE (1978) zaliczył ten materiał do gatunku *Parasuchus hislopi*, jednak wg LONG & MURRY (1995) „...materiał ten nie jest oznaczalny na poziomie rodzaju, jednak z pewnością nie zalicza się do rodzaju *Paleorhinus* opisanego przez WILLISTONA, a należy do fitozaura o masywnym rostrum z nozdrzami zewnętrznymi położonymi bardziej w kierunku tylnym...” (LONG & MURRY 1995: 36; tłumaczenie własne). Ostatnie badania bazalnych fitozaurów z terenu obecnych Niemiec również pokazały, iż zespół fauny Basenu Germańskiego w tym regionie zamieszkany był, oprócz rodzaju *Parasuchus*, przez nieznacznie bardziej zaawansowany gatunek *Ebrachosuchus neukami*, bliżej spokrewniony z Phytosauridae (BUTLER *et al.* 2013). Powyższe informacje wyraźnie wskazują, iż praktycznie we wszystkich stanowiskach rodzaj *Parasuchus* współwystępuje z innym, bardziej zaawansowanym pod względem ewolucyjnym, fitozaurom.

Jak do tej pory ze stanowiska w Krasiejowie znamy jedynie rodzaj *Parasuchus*, co jest widoczne na podstawie czaszek wykazujących występowanie cech charakterystycznych dla tego taksonu. Podczas pracy z materiałem pozaczaszkowym zauważyłem dwa morfotypy kości piszczelowych, mogące świadczyć o obecności w Krasiejowie drugiego taksonu obok poznanego rodzaju *Parasuchus*.

## Materiały

W kolekcji Instytutu Paleobiologii PAN znajduje się siedem kości piszczelowych należących do fitozaurów. Reprezentują one okazy na różnym stopniu rozwoju osobniczego. Zostały one porównane do kości piszczelowych innych kręgowców poznanych z Krasiejowa, celem sprawdzenia czy nie reprezentują one różnych grup zwierząt.

## Porównanie okazów

Porównując do rodzaju *Parasuchus* z Indii (CHATTERJEE 1978) wszystkie kości piszczelowe wykazują typową budowę charakterystyczną dla najbardziej bazalnych obecnie przedstawicieli Phytosauria. Nasada bliższa jest stosunkowo duża i w widoku z góry wykazuje mniej więcej trójkątny kształt. Widoczny jest niezbyt rozbudowany grzebień piszczelowy, wykształcony podobnie jak u taksonu z Indii (CHATTERJEE 1978). Nasada dalsza kości piszczelowej jest mniejsza od nasady bliższej i ma mniej więcej owalny kształt. Trzon opisywanej kości jest delikatnie wygięty w kierunku tylnym oraz przyśrodkowym.

Porównując wzajemnie dostępne okazy wyraźnie widoczne są dwa morfotypy kości piszczelowych fitozaurów z Krasiejowa (**Ryc. 36**). Różnice obserwowane są w nieco innym wykształceniu końców bliższego oraz dalszego. U pierwszego, najbardziej liczego morfotypu (morfotyp A; **Ryc. 36A<sub>1</sub>-A<sub>5</sub> i C<sub>1</sub>-C<sub>2</sub>**), u nasady bliższej obserwowanej od góry, punkt, w którym zbiegają się krawędź przednia i tylna kości jest zaokrąglony. Sama krawędź przednia natomiast jest wybrzuszona w kierunku przednio-przyśrodkowym, sprawiając wrażenie „nadmuchanej”. Opisane cechy nadają całej powierzchni nieco bardziej owalny, obły kształt. Powierzchnia górna nasady bliższej drugiego morfotypu (morfotyp B; **Ryc. 36B<sub>1</sub>-B<sub>3</sub> i D<sub>1</sub>-D<sub>2</sub>**) wykazuje wyraźnie bardziej trójkątny pokrój.

Wspomniany powyżej punkt zbieżności krawędzi przedniej i tylnej tej powierzchni jest bardziej ostry, a sama krawędź przednia tylko nieznacznie wybrzuszona w stosunku do sytuacji opisanej powyżej. Odmienne są także powierzchnie nasad dalszych. Pierwszy morfotyp posiada bardziej owalną powierzchnię nasady dalszej, widzianej od dołu, z kłykiem bocznym rozbudowanym w stronę tylną oraz krawędzią przednią wybrzuszoną w stronę doczaszkową. Opisywana powierzchnia u drugiego morfotypu jest wyraźnie bardziej eliptyczna dzięki słabiej rozbudowanemu kłykciowi bocznemu i zdecydowanie mniej wybrzuszonej krawędzi przedniej.

## Dyskusja

Po pierwsze należy sprawdzić czy różnice w morfologii kości opisane powyżej nie są wynikiem porównywania ze sobą różnych czworonogów występujących w Krasiejowie. Jak do tej pory poznaliśmy z tego stanowiska, oprócz oczywiście fitozaurów, również płazy tarczogłowe, aetozauiry, rauizuchy oraz dinozauromorfy (DZIK 2001, DZIK & SULEJ 2007).

Płazy tarczogłowe, jak *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* SULEJ, 2002, możemy wykluczyć ze względu na całkowicie odmienną budowę kości piszczelowych w porównaniu do gadów (SULEJ 2007: fig. 65).

Aetozauiry, reprezentowane w Krasiejowie przez gatunek *Stangonolepis olenkae* SULEJ, 2010, posiadają silnie rozbudowaną w kierunku boczno-przyśrodkowym nasadę bliższą kości piszczelowej z wyraźnym zagłębieniem po jej stronie tylnej (MARTZ 2002: fig. 4.18). Sam trzon tej kości jest również masywniejszy w porównaniu do bazalnych fitozaurów typu *Paleorhinus/Parasuchus*. Opisana morfologia wyklucza je jako takson, do którego mogą należeć opisywane powyżej okazy.

Kości piszczelowe należące do rauizuchów, reprezentowanych przez *Polonosuchus silesiacus* [SULEJ, 2005], wykazują nasadę bliższą z dwoma wklęsłymi powierzchniami do kontaktu z kością udową oraz nasadę dalszą z dwoma wyraźnymi kłykcami rozdzielonymi wklęsłą powierzchnią (patrz np. GOWER & SCHOCH 2009: fig. 6 O-R), co nie pozwala oznaczyć omawianych w tym rozdziale kości piszczelowych jako Rauisuchia.

Spośród wymienionych grup kopalnych kręgowców znanych z Krasiejowa pozostaje jeszcze tylko *Silesaurus opolensis* DZIK, 2003. Należąca do niego kość piszczelowa jest jednak na tyle odmienna (kość piszczelowa tego taksonu jest wyraźnie

smuklejsza i posiada odmienny kształt nasad bliższej i dalszej; DZIK 2003: fig. 13 B), że niemożliwe jest zaliczenie omawianych okazów do gatunku *S. opolensis*.

Powyższe wnioski nie pozostawiają wątpliwości, że badane okazy należy zaliczyć do *Phytosauria*. Powstaje jednak pytanie czy różnice wynikające z obecności dwóch morfotypów nie są wynikiem zmian ontogenetycznych jakim podlegały fitozauury z tego obszaru. Hipotezie tej przeczy próba kości piszczelowych pochodząca ze stanowiska w Krasiejowie. Pomimo stosunkowo niedużej liczby okazów (łącznie siedem: morfotyp A - ZPAL Ab III 734, 747, 748 i 3213; morfotyp B - ZPAL Ab III 245, 247, 742) każdy z morfotypów reprezentowany jest przez okazy na różnym stopniu rozwoju osobniczego. Obserwacja kości należących do osobników wyraźnie różniących się rozmiarem, a tym samym wiekiem, pokazuje iż w ciągu ontogenezy kości w obrębie morfotypów A i B wykazują taką samą budowę. Wyklucza to więc możliwość przynależności wszystkich omawianych okazów do jednego taksonu.

Wspomniane powyżej różnice mogłyby wynikać także ze stanu zachowania okazów. Co prawda nie wszystkie fitozaurowe kości piszczelowe z tego stanowiska są kompletne jednak ich nasady bliższe i dalsze nie są zniszczone, wykazując taką samą budowę u poszczególnych osobników z obrębu danego morfotypu, nie argumentując tym samym istnienia wspomnianych rozbieżności tafonomią stanowiska w Krasiejowie.

Należy się również zastanowić czy zaobserwowane różnice nie wynikają z dymorfizmu płciowego, mogącego skutkować fałszywym stwierdzeniem obecności dwóch różnych taksonów w jednym stanowisku. „...Ogólnie rzecz biorąc, dymorfizm płciowy może być wyrażony jako tylko różnica w rozmiarze, jako tylko różnica w kształcie, bądź jako kombinacja tych dwóch różnic” (CHAPMAN *et al.* 1997: 83). Trzeba jednak zauważyć, iż dymorfizm zaznacza się zwykle w cechach związanych z doborem płciowym lub rozmnażaniem. Samce zwykle posiadają różnego rodzaju rogi, grzebienie bądź inne podobne struktury służące im podczas walk w okresie godowym i/lub do wabienia partnerki. Z drugiej strony samice wykazują pewne zmiany w budowie szkieletu związane przykładowo z obecnością jajowodów i/lub rodzeniem żywego potomstwa bądź składaniem jaj (CHAPMAN *et al.* 1997: 83). Kości piszczelowe nie są w żaden sposób związane z wymienionymi powyżej czynnościami i trudno wyobrazić sobie aby miały szczególne znaczenie dla dymorfizmu płciowego fitozaurów.

Dodatkowo różnice w morfologii kości piszczelowych były używane do wyróżnienia odrębnych taksonów w obrębie „krokodylowej” linii ewolucyjnej gadów już wcześniej. *Stagonolepis wellsi* z USA odróżnia od europejskich gatunków *S. robertsoni*

i *S. olenkae* m.in. budowa kości piszczelowej (SULEJ 2010: 879). Różnice w tym przypadku dotyczą odseparowanych od siebie geograficznie populacji i są na poziomie gatunku. Jednak trzeba pamiętać, iż jeśli chodzi o krasiejowskie fitozaurowy dysponujemy jedynie kośćmi piszczelowymi, na dodatek odróżniającymi dwa taksony pochodzące z jednego stanowiska. Współwystępowanie dwóch drapieżników na jednym obszarze jest możliwe jeśli zajmują one nieco inne nisze ekologiczne. W przeciwnym wypadku prowadzi to do ciągłej rywalizacji o zasoby, takie jak np. pokarm. Wskazywałoby to na większe różnice w budowie niż tylko rozbieżności wewnątrzgatunkowe. Podsumowując, najprawdopodobniej obszar Krasiejowa zamieszkały był w późnym triasie przez dwa różne gatunki, bądź nawet rodzaje, fitozaurów (np. HENDERSON 1998, BRUSATTE *et al.* 2010a).

## Wnioski

Z powyższych akapitów wynika, iż obszar Śląska Opolskiego zamieszkały był w późnym triasie, podobnie jak obszary dzisiejszego Wyoming, Maroka, Indii czy niemieckiej części Basenu Germańskiego, przez dwa różne taksony fitozaurów. Aby mogło to być możliwe musiały one zajmować nieco inne nisze ekologiczne. Sugeruje to, że należy się spodziewać natrafienia w przyszłości na inny niż *Parasuchus agnetis* sp. nov. gatunek, bądź nawet rodzaj, fitozaura w Krasiejowie.

## 9. ALLOMETRIA

Allometria to „...różnice w proporcjach skorelowane ze zmianami całkowitego kształtu organizmu lub konkretnymi jego elementami...” (GOULD 1966: 587; tłumaczenie własne). Pomiary tego typu oraz wykresy i tym samym porównania mogą dotyczyć zarówno kolejnych stadiów ontogenetycznych danego gatunku celem wyodrębnienia zmian proporcji określonych elementów szkieletu, jak również rozbieżności wewnątrz- i międzygatunkowych (wtedy należy brać pod uwagę jedynie taksony na tym samym poziomie rozwoju osobniczego, zwykle organizmy dorosłe). Możliwe jest także badanie różnych taksonów tej samej grupy, jeśli celem analizy jest pokazanie ewolucyjnych zmian w jej obrębie (GOULD 1966, MARTZ 2002). W przypadku tej pracy głównym zamierzeniem była próba określenia zmian ontogenetycznych polskiej populacji fitozaurów ze stanowiska w Krasiejowie. W związku z tym tzw. statyczna allometria (badanie osobników tego samego wieku osobniczego) nie była brana pod uwagę. Ważnym z punktu widzenia tej analizy było określenie, które okazy reprezentują osobniki dorosłe. Jak pokazują wyniki innych badań, nie zawsze rozmiar danej kości musi wskazywać na w pełni dojrzałego osobnika (HORNER *et al.* 2009). W przypadku gatunku *P. agnetis* sp. nov. z Polski korelacja pomiędzy danymi otrzymanymi z analizy osteohistologicznej a danymi morfologicznymi pozwoliła określić mniej więcej na jakim poziomie rozwoju osobniczego należy umiejscowić poszczególne okazy. Pomimo faktu, iż kolekcja paleontologiczna ze stanowiska w Krasiejowie nie zawiera kompletnych szkieletów osobników, izolowane elementy kostne dostarczyły danych pozwalających stworzyć schemat przynajmniej części zmian morfologii szkieletu bazalnych fitozaurów z Polski.

Wszystkie wielkości zostały pomierzone przy pomocy suwmiarki z dokładnością do jednego miejsca po przecinku, bądź innych przyrządów pomiarowych w przypadku większych okazów, takich jak czaszki (**Ryc. 37 i 38, Tab. 2 i 3**). Następnie na podstawie zebranych danych zostały wykonane proste wykresy allometryczne pokazujące zmiany morfologiczne zachodzące w trakcie ontogenezy (**Wyk. 1 i 2**).

### *Kości udowe*

Stosunkowo bogaty materiał kopalny dotyczący kości udowych pozwala na przyjrzenie się zmianom ogólnej budowy anatomicznej podczas rozwoju ontogenetycznego osobników z polskiej populacji rodzaju *Parasuchus*. U młodszych osobników, takich jak np. ZPAL Ab III 3211, powierzchnia nasady bliższej kości udowej jest słabo pofałdowana i prawie nie wysklepiona. W miarę rozwoju ontogenetycznego powierzchnia nasady bliższej ulega stopniowemu wysklepianiu i fałdowaniu, co widoczne jest np. u osobnika ZPAL Ab III 727a (najmłodszy przebadany pod względem osteohistologii osobnik wykazujący jeszcze dość wysokie tempo wzrostu (patrz rozdział *Osteohistologia i Wnioski z badań osteohistologicznych*). Proces ten kontynuuje się, a jego kulminacją jest łukowato wysklepiona powierzchnia nasady bliższej u osobników dojrzałych, takich jak np. ZPAL Ab III 722. Powierzchnia ta jest dodatkowo silnie pofałdowana w postaci owalnych guzków. Opisany rozwój nasady bliższej kości udowej świadczyć może o dobrze wykształconej chrząstce stawowej za życia zwierzęcia, która pokrywała proste, wysklepione kostne części nasad (zapewne zarówno nasady bliższej jak i dalszej) tworząc połączenia kończyny tylnej i pasa biodrowego, podobnie jak u dzisiejszych krokodyli (HOLLIDAY *et al.* 2010: 12).

Dodatkowo krętarz czwarty zmienia nieznacznie swoje położenie w trakcie ontogenezy, od zlokalizowanego mniej więcej po środku tylnej powierzchni kości, do umiejscowionego bliżej krawędzi przyśrodkowej.

Wykonane wykresy pokazują nam tempo zmian zachodzących w kościach udowych oraz wzajemną ich korelację. Wszystkie przebadane (przedstawione na wykresie) parametry zostały odniesione do całkowitej długości kości (TFL) aby sprawdzić przebieg ich zmian względem tego samego pomiaru (**Wyk. 1**). Wykres pokazuje, iż najszybciej w trakcie wzrostu osobniczego i zwiększania się rozmiarów kości udowej rosła jej nasada bliższa, zwiększając swoją długość (PNL-długość nasady bliższej; zmiany te są powiązane ze stopniowym wysklepianiem i fałdowaniem główki kości

udowej opisanymi powyżej). Równanie krzywej regresji liniowej obrazującej tę zmianę to  $y=0,287x-10,814$ , a współczynnik  $R^2$  na poziomie 0,9762 świadczy, iż zmiana ta jest wiarygodna. Nieznacznie wolniej, jednak na poziomie zbliżonym do powyższych zmian, zwiększała się odległość od nasady bliższej do krętarza IV (TL) świadcząc o wydłużaniu rejonu przynasady kości udowej. Krzywa regresji jest w tym wypadku wyrażona wzorem  $y=0,2496x-3,7449$  ze współczynnikiem  $R^2$  równym 0,9042, pokazującym iż zmiana ta jest istotna. Wyraźnie wolniej względem całkowitej długości kości udowej zmieniała się szerokość trzonu zmierzona wzdłuż osi boczno-przyśrodkowej (MSD-ML). Krzywą regresji dla tej zmiany opisuje wzór  $y=0,1304x-0,2539$  ze współczynnikiem  $R^2$  nieco niższym w stosunku do powyższych przypadków i wynoszącym 0,8429. Jest on jednak nadal na akceptowalnym poziomie i możemy przyjąć, że zmiana ta była istotna.

## Czaszka

Czaszki fitozaurów, ze względu iż to one najczęściej reprezentują w zapisie kopalnym taksony tej grupy, mają duże znaczenie systematyczne (np. GREGORY 1962, BALLEW 1989, LONG & MURRY 1995). Możliwość rozpoznania chociażby części zmian ontogenetycznych dotyczących właśnie tego elementu szkieletu, szczególnie u bazalnego taksonu jakim jest *Paleorhinus*, daje wyjątkową możliwość określenia, które cechy są istotne systematycznie (np. STOCKER 2010). Ważną wielkością z punktu widzenia taksonomii Phytosauria jest długość rostrum i jego proporcje względem zanosowej części czaszki (GREGORY 1962, LONG & MURRY 1995). Stopień wydłużenia kości przedszczękowych tworzących pysk fitozaurów był uważany przez niektórych za cechę na tyle istotną, iż pozwalającą odróżniać poszczególne rodzaje (GREGORY 1962, WESTPHAL 1976). Jest ona jednak najprawdopodobniej pomocna przy określaniu gatunków w obrębie poszczególnych rodzajów (HUNT & LUCAS 1991: 494).

Proporcja długości rostrum (RL) do długości zanosowej części czaszki (PNL) osobników z krasiejowskiej populacji rodzaju *Parasuchus* pokazuje iż jest ona względnie stała i wynosi mniej więcej 1:1 (patrz stosunek RL/PNL na **Tab. 2**). Oznacza to, iż w trakcie ontogenezy długość rostrum nie zwiększała się ani nie malała drastycznie, zmieniając proporcje całej czaszki wzdłuż jej płaszczyzny pośrodkowej. Okazy o numerach ZPAL Ab III 112, 200 i 1943, reprezentujące tę zależność, wykazują mniej więcej tej samej długości rostrum jak i część zanosową czaszki (jedynie następuje nieznaczne wydłużenie kości łuskowych u ZPAL Ab III 1943). Wymienione wielkości



(tj. RL i PNL) odniesione do całkowitej długości czaszki (TSL) wykazują mniej więcej to samo tempo wzrostu, z nieznacznie szybciej rosnącym na długość rostrum. Dla RL krzywą regresji opisuje równanie  $y=0,5496x-58,142$  ze współczynnikiem  $R^2$  równym 0,9539, natomiast dla PNL krzywa regresji jest wyrażona poprzez równanie  $y=0,4718x-12,254$  ze współczynnikiem  $R^2$  równym 0,9993. Wartości  $R^2$  pokazują iż zmiany przedstawione na wykresie są istotne statystycznie (szczególnie  $R^2=0,9993$ ). Niewielkie różnice wynikające z proporcji długości RL do PNL mają zapewne charakter indywidualnych zmian wewnątrzgatunkowych lub mogą być wynikiem stanu zachowania okazów bądź drobnych błędów pomiarowych. Opisana zależność ma również duże znaczenie dla rekonstrukcji brakujących elementów czaszki osobników na różnym stopniu zaawansowania rozwoju ontogenetycznego z polskiej populacji fitozaurów. Jeżeli stosunek RL do PNL był w ciągu całego życia mniej więcej stały i wynosił ok. 1:1, możemy tym samym zrekonstruować brakujące partie czaszek okazów reprezentowanych przez samo rostrum (ale z końcem przednim oraz widoczną przednią krawędzią nozdrzy zewnętrznych) bądź częścią zanosową czaszki.

W trakcie ontogenezy zwiększa się natomiast szerokość rostrum, przez co staje się ono masywniejsze. Zmianę tę obrazuje stosunek szerokości rostrum zmierzony przed przednią krawędzią nozdrzy zewnętrznych (SWE) do całkowitej długości czaszki. Jak widać parametr ten zmienia się relatywnie powoli w miarę dojrzewania fitozaurów z Polski. Linia trendu w tym przypadku, opisana przez równanie  $y=0,175x-51,906$ , przebiega zdecydowanie bardziej połogo w porównaniu do pozostałych parametrów (**Wyk. 2**). Współczynnik  $R^2$  na poziomie 0,9959 wskazuje na duże prawdopodobieństwo tej zmiany.

Zwiększa się również szerokość czaszki na wysokości tylnych krańców zagłębień przedoczodołowych. Wyrażone jest to poprzez stosunek szerokości czaszki zmierzony przed oczodołami (SWO) do całkowitej długości czaszki. Krzywą regresji w tym przypadku opisuje równanie  $y=0,6473x-227,31$  z akceptowalnym współczynnikiem  $R^2$  równym 0,8432.

Podobnie wzrasta szerokość czaszki zmierzona na wysokości kości kwadratowych (SWQ). Zależność tego parametru do całkowitej długości czaszki daje krzywą regresji opisaną wzorem  $y=0,4444x-90,751$  ze współczynnikiem  $R^2=0,8704$ .

Trzy ostatnie z opisanych zmian allometrycznych czaszek fitozaurów pokazują, iż z wiekiem rostrum staje się masywniejsze ze względu na zwiększenie się jego szerokości, a część zaoczodołowa czaszki szersza poprzez rozbudowanie na boki rejonu kontaktu

kości szczękowej z jarzmową oraz kości jarzmowej z kwadratową (patrz również zwiększanie szerokości czaszki przed zagłębieniami przedoczodołowymi (SWA); **Wyk. 2**). W rezultacie, czaszki młodych osobników wydają się być smuklejsze i posiadać dłuższe rostrum (czemu przeczy stały stosunek długości RL/PNL; patrz wyżej). Dojrzałe osobniki natomiast mają czaszkę bardziej masywną w widoku z góry, z pozornie krótszym rostrum. Kość szczękowa ponadto wykazuje, w widoku z boku zmianę kształtu brzusznej krawędzi. U osobnika o numerze katalogowym ZPAL Ab III 112 jest ona stosunkowo płaska, natomiast już u osobników ZPAL Ab III 200 i 1943 wyraźnie wypukła. Cechy te, razem z masywniejszym rostrum, zostały użyte jako cechy diagnostyczne dla gatunku *P. sawini* (LONG & MURRY 1995: 37). Jak pokazuje materiał z Polski są one zmienne ontogenetycznie i nie mogą być brane pod uwagę przy wydzieleniu nowych taksonów.

Jeśli chodzi o rostrum, trzeba również zwrócić uwagę na połączenie między kośćmi przedszczękowymi. Najprawdopodobniej, dopiero u najstarszych osobników, takich jak np. ZPAL Ab III 1943, kości te ulegały spojeniu w jeden masywny element czaszki (być może ma to związek z polowaniem osobników dorosłych na większe ofiary, co wymagało wzmocnienia konstrukcji pyska).

W miarę wzrostu czaszki, niewiele zwiększa się wielkość oczodołów, co jest wyrażone długością oczodołu (OL) odniesioną do całkowitej długości czaszki. Wzór krzywej regresji w tym przypadku to  $y=0,1041x-17,228$  ze współczynnikiem  $R^2=0,9974$ . W rezultacie oczodoły są relatywnie mniejsze w stosunku do długości czaszki u osobników dorosłych (FARA & HUNGERBÜHLER 2000).

Uwagę należy również skupić na powierzchni zewnętrznej samego rostrum. Pysk jest stosunkowo gładki u młodych osobników. Podobnie wykształcony jest nawet u bardziej dojrzałego okazu ZPAL Ab III 200. Najstarszy ontogenetycznie fitozaur z kolekcji (ZPAL Ab III 1943) wykazuje powierzchnie boczno-grzbietowe kości przedszczękowych pokryte nieregularnymi „naskorupieniami”. Struktury te, jak pokazuje polski materiał kopalny, tworzyły się na późnym etapie ontogenezy (najprawdopodobniej na zasadzie metaplastycznego przekształcenia kości; patrz HORNER & GOODWIN 2009, SCANELLA & HORNER 2010) i są prawdopodobnie związane z dymorfizmem płciowym. U niektórych bardziej zaawansowanych fitozaurów występuje „grzebień” wzdłuż grzbietowej krawędzi rostrum, który stanowi zapewne cechę dojrzałych samców (ZEIGLER *et al.* 2003). Wyraźnie pofałdowana powierzchnia rostrum u osobników polskiej populacji rodzaju *Paleorhinus* była zapewne analogiem

„grzebienia” wspomnianego powyżej, świadcząc o dojrzałości płciowej samców i/lub ich dominacji na określonym terenie.

## 10. OSTEOHISTOLOGIA

### *Historia badań mikrostruktury kości*

Badania mikrostruktury kości (=osteohistologia), będące częścią szerszej nauki nazywanej histologią (grec. *histos* – utkanie, *logos* - nauka), są dziedziną wiedzy skupiającą się na poznaniu drobnej, często niewidocznej gołym okiem architektury elementów szkieletu wymarłych jak i współcześnie żyjących zwierząt. Historia tych badań, jaką możemy prześledzić na podstawie prac powstałych w ubiegłych stuleciach, sięga najprawdopodobniej XVII wieku kiedy to Galileo (1638), pionier matematycznego opisywania zjawisk fizycznych, zaobserwował istniejące zależności pomiędzy ogólną morfologią kości oraz jej przekrojem a funkcjami mechanicznymi (wcześniejsi badacze, tacy jak np. Arystoteles, uważany za twórcę podstaw kinezylogii i biomechaniki [grec. *kinein* – ruch, poruszać się, *mechané* – maszyna], autor traktatu „*De partibus animalium*” [łac. „O częściach zwierząt”], nie poświęcali uwagi budowie wewnętrznej tkanki kostnej). Kolejne lata, między innymi dzięki powstaniu pierwszych mikroskopów, pokazały stopniowo wzrastające zainteresowanie wspomnianymi powyżej aspektami biologii i anatomii, szczególnie poprzez postrzeganie organizmów żywych z perspektywy inżynierii oraz postępu w budowie maszyn (krótka rewizja wczesnej historii rozwoju badań osteohistologicznych we FRANCILLON-VIEILLOT *et al.* 1990).

Postęp w rozumieniu mikrostruktury kości dokonał się w drugiej połowie XIX i początkach XX wieku, zbiegając się w czasie z ogromnym zainteresowaniem geologią i paleontologią. Prace takich autorów jak np. HASSE (1878), OWEN (1840-45; w roku 1842 nazwał kład Dinosauria), QUEKETT (1849, 1855), SEITZ (1907), MOODIE (1923) czy NOPSCA & HEIDSIECK (1933) wniosły duży wkład w rozwój wiedzy dotyczącej wewnętrznej architektury kości i jej znaczenia dla biologii organizmów żywych. Ponowny rozkwit tej

dziedziny rozpoczął się mniej więcej w latach 70-ych XX wieku i trwa do dzisiaj. Do chwili obecnej wykonanych zostało wiele badań osteohistologicznych wymarłych oraz współczesnych organizmów. Rozpoczynając od ryb (np. LAURIN *et al.* 2007), poprzez płazy (np. TSIORA & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU 2002, LAURIN *et al.* 2006, STEYER *et al.* 2004), gady (gady ssakokształtne, np. BOTHA & CHINSAMY 2004, 2005, RAY *et al.* 2005; archozaury ze szczególnym uwzględnieniem dinozaurów, np. SANDER 2002, LEE 2004, ERICKSON 2005, KLEIN & SANDER 2008, gady morskie, np. CRUICKSHANK *et al.* 1996, PELLEGRINI 2007; żółwie, np. SCHEYER & SANDER 2007), ssaki (np. GRAY *et al.* 2007, BUFFRÉNIL *et al.* 2008) na ptakach kończąc (np. CHINSAMY *et al.* 1998, de MARGERIE *et al.* 2002, 2004, MONTES *et al.* 2005, DE RICQLÈS *et al.* 2003) przebadano praktycznie wszystkie grupy systematyczne wydzielone w obrębie zwierząt kręgowych.

Jedną z głównych prac XX wieku, jaka stworzyła podwaliny pod współczesne badania mikrostruktur kości i naszą zdolność odczytywania informacji jakie ze sobą niosą, są badania opublikowane pod koniec lat 40-ych przez włoskiego anatoma RODOLFO AMPRINO z Uniwersytetu w Turynie. W swojej pracy (AMPRINO 1947) pokazał on związek pomiędzy poszczególnymi typami mikrostruktury kości a tempem wzrostu danego organizmu. Zależność ta nazywana jest obecnie *regułą Amprino*. Dzięki niej możliwe stało się rekonstruowanie na podstawie identyfikacji drobnych różnic w budowie tkanki kostnej nie tylko prędkości z jaką odkładane są poszczególne warstwy narastającej kości ale również, dzięki uwzględnieniu otrzymanych wyników podczas innych analiz, środowisk w jakich żyły badane organizmy (np. SANDER *et al.* 2006), paleobiologii wymarłych zwierząt (np. dinozaurów rozumianych początkowo jako duże, ociężałe gady; patrz współczesne wyniki w np. ERICKSON 2005) czy rozwoju i funkcji pewnych cech w trakcie ewolucji (np. GOODWIN & HORNER 2004) *etc.* W ostatnim czasie pojawiły się jednak dowody, że reguła ta nie sprawdza się u wszystkich kręgowców, co każe ostrożnie spojrzeć na jej zastosowanie (STARCK & CHINSAMY 2002).

Kolejne lata po publikacji AMPRINO (1947) pokazały stopniowy wzrost zainteresowania osteohistologią współczesnych oraz wymarłych zwierząt i pojawianie się nowych badaczy skupiających się na tej tematyce. Jednymi z nich są m.in. ARMAND DE RICQLÈS i ROBIN E. H. REID, autorzy wielu publikacji dotyczących przykładowo fizjologii dinozaurów i jej znaczenia dla paleobiologii oraz powstania ptaków (np. REID 1984a i b, 1997, DE RICQLÈS 1972, 1974, 2000). Wymienić tutaj należy również JACQUES'a CASTANET, którego badania pozwoliły lepiej zrozumieć cykliczność wzrostu zakodowaną w obrębie struktur kostnych odkładanych w ciągu życia zwierzęcia, co umożliwia szacowanie

wieku badanego organizmu oraz tworzenie krzywej wzrostu (np. CASTANET 1994, 2006; CASTANET & SMIRINA 1990). Znanymi badaczami zawłości wewnętrznej architektury kości są również ANUSUYA CHINSAMY-TURAN, pracująca ostatnio nad gadami ssakokształtnymi bliskimi powstania ssaków (np. BOTHA & CHINSAMY 2004 i 2005), JOHN R. HORNER studiujący wiele grup archozaurów (np. HORNER *et al.* 2000 i 2001) czy VIVIAN DE BUFFRÉNIL zajmujący się zarówno współczesnymi jak i wymarłymi czworonogami (np. BUFFRÉNIL & HÉMERY 2002). Oprócz wyżej wymienionych nazwisk, osób zajmujących się mikrostrukturą kości jest jeszcze wiele natomiast dziedzina sama w sobie jest na tyle obszerna, że to co do tej pory udało się zbadać stanowi zaledwie czubek góry lodowej (STOKSTAD 2004).

### *Zastosowanie badań osteohistologicznych*

Do podstawowych parametrów, jakie możemy odczytać obserwując mikrostruktury obecne wewnątrz kości czworonogów należy ich wiek oraz długość życia. Możliwe jest to dzięki cyklicznemu występowaniu linii oddzielających poszczególne warstwy istoty zbitnej kości u wszystkich przedstawicieli Tetrapoda. Metoda ta, nazywana szkieletochronologią, ma swoje początki we wczesnych latach XX wieku kiedy to SEITZ (1907) przedstawił wyniki swoich badań kopalnych oraz współczesnych zwierząt (krótka historia rozwoju tej metody w CASTANET & SMIRINA 1990). Podstawowym założeniem, potwierdzonym u niektórych zwierząt, jest tworzenie się wyżej wymienionych struktur mniej lub bardziej regularnie, rejestrując cykl roczny (CASTANET 1994). Obserwujemy wtedy odpowiedź organizmu żywego na warunki środowiska wynikające z istnienia cyklicznych okresów bogatszych oraz uboższych w substancje odżywcze itd. Metoda ta przypomina opracowaną przez GERARDA DE GEERA (patrz np. 1934) warwochronologię odczytującą bezwzględny wiek osadów jeziornych na podstawie naprzemiennych warstw powstałych podczas zimy i lata. Podobnie jest w kościach, w których obserwujemy grubsze tzw. strefy (ang. *zones*) odkładane w okresie wzrostu kości, cienkie pierścienie (ang. *annuli*) wskazujące na spowolnienie wzrostu oraz linie wstrzymanego wzrostu (ang. *LAGs* – *Lines of Arrested Growth*). Wszystkie trzy tworzą razem pełen cykl roczny. Dzięki obserwacji ich występowania, bardzo często zaburzonej na skutek choćby przebudowy kości (ang. *bone remodelling*) (CASTANET 2006), i rozmieszczenia w obrębie badanego przekroju możemy podjąć próby oszacowania wieku zwierzęcia i momentu osiągnięcia dojrzałości płciowej.

Odpowiednio zinterpretowane występowanie różnych typów kości, jeśli chodzi o budowę wewnętrzną danego elementu, cechujących się obecnością charakterystycznych struktur, jest także przydatne podczas spekulacji dotyczących fizjologii wymarłych zwierząt (CHINSAMY 1997). Jak zauważono, mikrostruktura elementów szkieletu zwierząt endo- i ektotermicznych, stało- i zmiennocieplnych różni się (AMPRINO 1947). Dysponując taką wiedzą możemy porównać płytki cienkie wykonane z okazów paleontologicznych ze szlifami pochodzącymi od zwierząt współczesnych pod kątem oceny fizjologii, a co za tym idzie ich paleobiologii oraz paleoekologii, a także pokrewieństw filogenetycznych. Przykładowo, u organizmów endotermicznych wzrost jest generalnie szybszy, co przejawia się wyraźną obecnością kości włóknisto-warstwowej charakterystycznej dla okresów, kiedy odkładane są jej bardziej miększe warstwy (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.* 1990). Unaczynienie kości jest u nich zwykle wysokie (duża liczba kanałów na naczynia krwionośne i osteocytów pierwszej generacji) oraz brak jest charakterystycznych np. dla gadów linii wstrzymanego wzrostu. Na tej podstawie możemy domniemywać, że wymarłe zwierzęta posiadające podobnie wyglądającą wewnętrzną architekturę kości także cechowała endotermiczność. Różnice te charakteryzują nam również przebieg rozwoju osobniczego (ontogenezy) badanego organizmu (np. RICQLÈS *et al.* 2000). Tego typu analizy wykorzystywane są często jako argument w sporze dotyczącym pochodzenia ptaków od dinozaurów (patrz np. RESENBERGER & WATABE 2000) bądź przy bardziej ogólnych dyskusjach na temat tzw. sygnału filogenetycznego zapisanego w mikrostrukturach kości przedstawicieli różnych grup systematycznych (CUBO *et al.* 2005, RICQLÈS *et al.* 2008). Nie bez znaczenia jest dodatkowo zależność pomiędzy mikrostrukturą kości a środowiskiem, w jakim żyło dane zwierzę i w jaki sposób mogło się w nim poruszać (np. LEE 2004, RAY & CHINSAMY 2004, GERMAIN & LAURIN 2005, GRAY *et al.* 2007, KRILOFF *et al.* 2008).

### *Materiały i metodyka badań*

Wszystkie okazy będące przedmiotem przedstawionych poniżej wyników badań pochodzą ze stanowiska w Krasiejowie (nieczynna cegielnia we wsi Krasiejów k/ Ozimka). Wiek osadów został określony na późny trias (karnik, patrz rewizja stanowiska w Krasiejowie w DZIK & SULEJ 2007). Elementy kostne pochodzą z kolekcji Instytutu Paleobiologii PAN (IP PAN) oraz Uniwersytetu Opolskiego (UO) i zostały zgromadzone w wyniku kilkuletnich prac wykopaliskowych, prowadzonych głównie

w obrębie dolnej warstwy kostnej (poziom jeziorny). Wszystkie zostały zidentyfikowane jako należące do fitozaura z rodzaju *Parasuchus*. Materiały, z których wykonano szlify zostały wybrane spośród kości kończyn, kręgów oraz żeber i łącznie płytki cienkie reprezentują 5 kości udowych (w tym 5 szlifów wykonanych na Wydziale Geologii UW i 4 dodatkowe wykonane wcześniej w IP PAN), 3 kości ramieniowe, 1 trzon kręgu i 2 żebra. Starano się wyselekcjonować okazy różniące się wielkością, co pozwoliłoby na obserwacje mikrostruktury kości na odmiennych etapach ontogenezy. Numery katalogowe okazów, z których wykonano płytki cienkie, to ZPAL Ab III 241, ZPAL Ab III 727a, ZPAL Ab III 2352, ZPAL Ab III 1688 (okaz reprezentowany łącznie przez 5 szlifów – jeden wykonany na WG UW + cztery wykonane w IP PAN) i 1xb. Ponieważ proces przygotowywania szlifów jest w efekcie niszczący dla okazu, poszczególne kości zostały sfotografowane i zmierzone przed przystąpieniem do prac w celu uwzględnienia tych danych przy późniejszych interpretacjach (patrz **Ryc. 37 i 39, Tab. 2 i 4**). W przypadku kości długich cięcia starano się wykonać jak najbliżej środka trzonu, ponieważ jest to region najmniej dotknięty podczas rozwoju osobniczego procesem przebudowy kości, a co za tym idzie pozwala na dokładniejsze obserwacje kości pierwszej generacji (HORNER *et al.* 1999). Niestety nie we wszystkich przypadkach było to możliwe. Płytki cienkie zostały przygotowane zgodnie ze standardową procedurą stosowaną obecnie (CHINSAMY & RAATH 1992). Kości zatopiono w syntetycznym polimerze, który po stwardnieniu przecięto piłą mechaniczną. Następnie powstałe skrawki wygładzono przy użyciu proszku polerskiego. Przygotowane płytki cienkie naklejono na szkiełka mikroskopowe i wygładzono ponownie do osiągnięcia porządanej grubości. Wszystkie szlify przebadano pod mikroskopem NIKON Eclipse LV 100 POL z kamerą NIKON DS-Fi1 w programie NIS Elements BR 3.0. Po wykonaniu odpowiednich zdjęć zostały one obrobione w programie Adobe Photoshop celem korekcji obrazów i, w niektórych przypadkach, połączenia ujęć w jeden wycinek danej płytki cienkiej.



## 10.1 OPISY SZLIFÓW KOŚCI UDOWYCH

### ZPAL Ab III 727a

Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 727a (**Ryc. 41 i 42**) jest najmniejszą kością udową, z której wykonany został szlif do analizy osteohistologicznej. Reprezentuje on nasadę bliższą (głowę kości udowej) oraz przynasadę lewej kości udowej należącej do najmłodszego pod względem wieku osobniczego zwierzęcia. Razem z nasadą oraz przynasadą dalszą o numerze ZPAL Ab III 727b, które nie zostały użyte do wykonania szlifu, jest on zachowanym fragmentem tej samej kości udowej pozbawionej trzonu. W rejonie przynasady bliższej widoczne są większe pęknięcia i ubytek warstwy korowej kości. Oprócz tych defektów reszta okazu jest dobrze zachowana, umożliwiając obserwację cech anatomicznych. Nasada bliższa posiada dobrze widoczną pofałdowaną powierzchnię, na której wykształcona była chrząstka stawowa, wyraźnie odcięta od reszty głowy kości udowej. Na pierwszy rzut oka widoczna jest stosunkowo duża, wolna od osadu jama szpikowa i cieńsze, w porównaniu do okazów należących do bardziej dojrzałych osobników, ścianki kości. Krętarz IV, za wyjątkiem małego ubytku, jest dobrze zachowany.

Szlif został wykonany z końca okazu, w miejscu gdzie przynasada przechodzi w trzon. Pod mikroskopem wyraźnie widoczny jest duży ubytek warstwy korowej kości, po przeciwległej stronie miejsca, w którym poprzecznie przecięty został krętarz IV (**Ryc. 41A**). Obszerna jama szpikowa nie jest wypełniona osadem, jedynie na jej obrzeżeniach widoczne są wykrystalizowane minerały. Głównie po stronie bocznej szlifu, ale również przyśrodkowej i tylnej, w głębokich partiach szlifu obserwujemy przeważnie średniej wielkości nieregularne pustki erozyjne. Zajmują one mniej więcej 2/3 ścianki kości, idąc od obrzeżenia jamy szpikowej do okostnej (**Ryc. 42A i B**). Pustki są wypełnione wykrystalizowanymi po śmierci organizmu minerałami. Pomiędzy pustkami, przy skrzyżowanych nikolach, kość tworząca beleczki ma postać naprzemiennie ułożonych jasnych i ciemnych blaszek charakterystycznych dla kości blaszkowatej. W żadnym z miejsc nie obserwujemy kości pierwotnej. W najbardziej zewnętrznych partiach kości gąbczastej obserwujemy wyraźne przejście do istoty zbitej zbudowanej odmiennie od opisanej wyżej strefy (**Ryc. 41B**). Jednakże zarówno przy skrzyżowanych i rozkrzyżowanych nikolach nie jest widoczna (oprócz krótkiego

fragmentu na bocznej części szlifu; **Ryc. 41B: rl**) linia je oddzielająca. Miejscami, na skraju kości gąbczastej widoczne są ślady resorpcji istoty zbitej. Świadczy to o tym, iż odwrócenie procesu depozycji kości (od skierowanego na zewnątrz do skierowanego dośrodkowo) nie miało jeszcze miejsca (CHINSAMY 1995) lub było w fazie początkowej. Przy granicy dwóch obszarów kość gąbczasta wydaje się być ściśnięta zapewne na skutek wzrostu kości i relokacji niektórych obszarów ją tworzących. Jest to tzw. ściśnięta grubo-beleczkowa kość gąbczasta. Jej przemieszczenie było niewielkie i nastąpiło z rejonu przynasady w kierunku trzonu kości (ENLOW 1963, CHINSAMY 1995, REID 1996). Jest to typowe zjawisko podczas wzrostu kości w procesie ontogenezy (CHINSAMY 1997). Cała struktura przypomina wyglądem sytuację zaobserwowaną np. w kościach udowych dinozaura *Dryosaurus lettowvorbecki* (CHINSAMY 1995), żebrach dinozauiomorfa *Silesaurus opolensis* (FOSTOWICZ-FRELIK & SULEJ 2009) czy kościach gadów ssakokształtnych (RAY *et al.* 2004 – w tej pracy zaobserwowano wyraźną linię odwrócenia kierunku depozycji kości). Najgłębsze partie kości korowej, w okolicy kontaktu z kością gąbczastą, pokazują w świetle spolaryzowanym włókna kolagenowe ułożone mniej więcej równolegle. Przestrzenie dla komórek kostnych, w świetle normalnym, wydają się być również ustawione równolegle względem siebie. Są spłaszczone i wydłużone, jednak wykazują pewien stopień nieregularności jeśli chodzi o ułożenie i kształt. Najlepiej można by tą strefę opisać jako kość pseudoblaszkową przechodzącą w kość włóknisto-blaszkową. Idąc dalej w kierunku okostnej widoczna jest wyraźna zmiana przejawiająca się zwiększeniem ilości przestrzeni dla komórek kostnych. Stają się one teraz mniej lub bardziej owalne, miejscami o lekko nieregularnym kształcie, rozrzucone bez wyraźnej tendencji. Przy skrzyżowanych nikolach układ włókien również zmienia się na mniej uporządkowany. Dostrzec można ich wiązki rozrzucone w obrębie kości korowej. Region ten, aż do samej okostnej, jest bardzo dobrze unaczyniony małymi i średnimi prostymi kanałami dla naczyń krwionośnych jak i pierwotnymi osteonami. Mają one kształt owalny, czasem lekko rozciągnięty. Uwagę zwraca istota zbita na tylnej ścianie kości, po przyśrodkowej stronie względem IV krętarza. Kość została tutaj odłożona w tempie nieco większym niż w pozostałych rejonach, pozostawiając średnie i duże kanały, tworząc miejscami nieregularne pustki. Na zewnętrznym obrzeżeniu płytki cienkiej wykonanej z omawianego okazu widoczne są nieuformowane do końca przez okostną kanały dla naczyń krwionośnych świadczące o przerwaniu procesu przyrostu kości na grubość (**Ryc. 41C**). Wszystkie te cechy wskazują na splotową substancję międzykomórkową kości i na kość włóknisto-

blaszkowatą obecne podczas okresów o zwiększonym tempie wzrostu, charakterystycznych np. dla wczesnych etapów ontogenezy.

### *ZPAL Ab III 3212*

Okaz ZPAL Ab III 3212 to prawa kość udowa stanowiąca mniej więcej 2/3 długości okazu ZPAL Ab III 241 i 2352. Wskazuje to na to, że pochodzi ona od osobnika młodszego pod względem rozwoju osobniczego. Nasada bliższa opisywanej kości uległa częściowo erozji, na skutek której okaz pozbawiony został pofałdowanej powierzchni pokrytej za życia chrząstką stawową. Oprócz trzech większych ubytków w okolicy pomiędzy środkiem trzonu a przynasadą bliższą, pozostałe elementy są dobrze zachowane, z widocznymi pęknięciami oraz niewielkimi brakami warstwy korowej kości. Dobrze wykształcona jama szpikowa, częściowo wypełniona osadem, uległa niewielkiemu zapadnięciu, a trzon okazu jest wyraźnie spłaszczony, co świadczy o kompresji. W tym przypadku wystąpiła ona w kierunku donosowo-doogonowym. Gołym okiem w miejscu wykonania przekroju, nie widać pustek erozyjnych w obrębie istoty zbitiej kości.

Szlif został wykonany mniej więcej ze środka trzonu. Pod mikroskopem widoczne są wyraźne spękania i przemieszczenia warstwy korowej w kierunku jamy szpikowej spowodowane zgnieceniem okazu (**Ryc. 43A**). Pustki resorpcyjne powstałe w wyniku działania procesu przebudowy kości, za wyjątkiem jednej owalnej oraz jednej podłużnej obecnych na fragmencie wepchniętym do środka jamy szpikowej, są niewidoczne. W obrębie najgłębszych partii istoty zbitiej widoczna jest struktura nieobecna u opisanego wcześniej okazu (ZPAL Ab III 727a). Ma ona wyraźnie odmienny od reszty kości wygląd przy skrzyżowanych nikolach, w postaci ułożonych naprzemiennie ciemnych i jasnych warstewek. Po rozkrzyżowaniu nikoli w obrębie tej strefy obserwujemy znacznie mniej przestrzeni dla komórek kostnych. Dodatkowo są one wyraźnie spłaszczone i wydłużone. Jest to kość blaszkowata pochodzenia śródkostnego odłożona na obrzeżach jamy szpikowej (**Ryc. 43D**). Tworzy ona tzw. wewnętrzną blaszkę okalającą, świadczącą o zatrzymaniu wzrostu jamy szpikowej. Tuż za tą kością, przesuwając się w stronę periosteum obserwujemy przy skrzyżowanych nikolach włókna kolagenowe rozmieszczone w postaci nieregularnie ustawionych wiązek, co jest charakterystyczne dla splotowatej substancji międzykomórkowej kości (**Ryc. 43C**). Przy rozkrzyżowanych nikolach przestrzenie dla komórek kostnych mają przeważnie owalny, miejscami nieznacznie wydłużony kształt i nie wykazują regularności jeśli chodzi

o ułożenie względem siebie. Świadczy to o szybszym wzroście we wcześniejszych etapach ontogenezy porównując do większych kości bardziej dojrzałych osobników. Sytuacja ta utrzymuje się w zasadzie przez większość istoty zbitej opisywanej kości. Mniej więcej w połowie jej wysokości pomiędzy jamą szpikową a okostną ułożenie włókien kolagenowych zmienia się na bardziej uporządkowane o mniej więcej równoległym ułożeniu (**Ryc. 43E**). Przestrzenie dla komórek kostnych są bardziej regularnie rozmieszczone względem siebie oraz bardziej spłaszczone i rozciągnięte. Wskazuje to na okresowe spowolnienie tempa wzrostu. Następnie z powrotem obserwujemy przejście do splotowatej substancji międzykomórkowej kości. W jej obrębie występują na całej powierzchni szlifów podobne przejścia widoczne w różnych miejscach istoty zbitej w postaci wysepek kości o pseudoblaszkowatej substancji międzykomórkowej, która widoczna jest również przy samej okostnej. Może to świadczyć o generalnym trendzie spowalniania tempa wzrostu omawianego osobnika związanym z wchodzeniem w okres dorosłości.

Na uwagę zasługuje lewa część szlifów. W porównaniu do pozostałych fragmentów płytki cienkiej widoczny jest wyraźnie większy udział kości pseudoblaszkowatej, poczynając od najgłębszych partii istoty zbitej aż do okostnej. W tym rejonie kość włóknisto-blaszkowata tworzy przewarstwienia w obrębie włókien kolagenowych ułożonych równolegle i stanowi mniej więcej połowę materiału budującego warstwę korową. Charakterystyczny jest również obszar, w obrębie omawianej strefy, wyglądający jakby był obrócony względem otaczających go regionów o  $90^\circ$ . Widoczna jest wyraźnie odmienna budowa tego obszaru jeśli chodzi o mikrostrukturę kości. Włókna kolagenowe są nieregularnie rozmieszczone podobnie jak jamki kostne. Wskazuje to na splotowatą substancję międzykomórkową kości wstawioną na całej rozciągłości pomiędzy obrzeżeniem jamy szpikowej a okostną pomiędzy regiony zbudowane z kości o równolegle ułożonych włóknach. Wyraźnie odmiennie jest również unaczynienie tego obszaru. Przeważają tutaj promieniowo ustawione pierwotne osteony dochodzące do wysokości  $2/3$  istoty zbitej idąc od jamy szpikowej. Terminalna część warstwy korowej trzonu w tym obszarze jest wyraźnie mniej unaczyniona przez głównie podłużnie ustawione osteony pierwotne.

Samo unaczynienie całego przekroju kości jest zdecydowanie większe i odmiennie wykształcone w stosunku do starszych pod względem wieku osobniczego okazów (**Ryc. 44A i B**). Wyraźnie więcej jest osteonów pierwotnych ułożonych laminarnie. Występują tu także osteony pierwotne ułożone promieniowo tworząc splotowaty układ

osteonów. Zwiększenie unaczynienia całej kości, razem z wyraźnie większą ilością kości włóknisto-warstwowej jako budulca istoty zbitiej, świadczy o większym tempie wzrostu w porównaniu do mniej unaczynionych kości bardziej dojrzałych osobników (MARGERIE *et al.* 2002).

### ZPAL Ab III 1688

Kość o numerze katalogowym ZPAL Ab III 1688 to pośredni pod względem wymiarów, a tym samym wieku osobniczego, okaz w stosunku do pozostałych kości udowych poddanych analizie osteohistologicznej. Oprócz długości charakterystyczna jest w tym przypadku nasada bliższa plasująca się wyraźnie pomiędzy okazami ZPAL Ab III 241 i 727a, mniej więcej w środku ciągu ontogenetycznego utworzonego przez przebadane okazy. ZPAL Ab III 1688 stanowi element pochodzący z lewej kończyny, wykazujący odstępstwa morfologiczne w porównaniu do typowych dla fitozaurów kości udowych. Opisywana kość jest wygięta łukowato w stronę boczną w przeciwieństwie do pozostałych przedstawicieli Phytosauria oraz innych archozaurów, których kość udowa jest S-kształtnie wygięta (cecha ta stanowi jedną z synapomorfii kładu Archosauria). Biorąc jednak pod uwagę stopień wygięcia ZPAL Ab III 1688, prawdopodobieństwo przynależności tego okazu do innego rodzaju wydaje się niewielkie. Wspomnianą różnicę należy traktować jak deformację powstałą być może za życia zwierzęcia lub po śmierci w zapisie kopalnym. Na tej podstawie kość ta jest traktowana jako należąca do rodzaju *Parasuchus*.

Okaz jest dobrze zachowany, jednak nie pozbawiony pęknięć i ubytków. Mniej więcej 2/3 kości licząc od strony nasady bliższej stanowi najkompletniejszą część ZPAL Ab III 1688. Głowa kości udowej wykazuje dobrze zachowaną pofałdowaną powierzchnię pokrytą chrząstką *in vivo*. W obrębie przynasady bliższej widoczne są dwa poprzeczne pęknięcia z drobnymi ubytkami, nie zaburzającymi jednak ogólnego wyglądu okazu. Mimo obecności krętarza IV-go nie jest on tak dobrze widoczny jak u pozostałych włączonych do analizy osteohistologicznej kości udowych. Tuż za połową długości trzonu, przesuwając się w stronę nasady dalszej, widzimy wyraźne pęknięcie ze sporym ubytkiem. W obrębie nasady dalszej obserwujemy pęknięcie w okolicy kłykcia przyśrodkowego z ubytkiem u jego nasady. Jama szpikowa, częściowo wolna od osadu, jest wyraźnie mniejsza w stosunku do grubości ścianek kości niż u młodszych, pod

względem wieku osobniczego, okazów. Ścianki kości są grubsze bez widocznego gołym okiem dużego udziału kości gąbczastej.

Okaz ZPAL Ab III 1688 jest reprezentowany łącznie przez pięć szlifów. Wykonane one zostały na Wydziale Geologii UW oraz w Instytucie Paleobiologii PAN. Dzięki temu otrzymano pełniejszy obraz budowy osteohistologicznej kości udowej badanego taksonu. Każdy ze szlifów zostanie w kolejności opisany poniżej.

Pierwszy przedstawiony zostanie preparat wykonany na Wydziale Geologii UW. Płytkę cienką przygotowano z okolicy środka trzonu, z miejsca nieco powyżej dużego pęknięcia ze sporym ubytkiem kości (w okolicy około 2/3 długości całego okazu licząc od nasady bliższej). Na przekroju pod mikroskopem widoczna jest średniej wielkości jama szpikowa wolna od osadu, otoczona stosunkowo grubymi ściankami kości (**Ryc. 45A**). Jedynie na jej obrzeżach widoczne są ślady obecności osadu i mineralizacji powstałej w procesie fosylizacji. Obserwujemy wyraźne pęknięcia w obrębie kości korowej oraz ubytki głównie na przedniej ścianie kości. Proces przebudowy kości nie jest silnie rozwinięty i zaznacza się w postaci kilku pustek resorpcyjnych, czterech większych w najgłębszych partiach kości (z czego jedna uległa zapadnięciu) oraz paru średniej wielkości na bocznej oraz przyśrodkowej stronie płytki cienkiej (**Ryc. 45C**). Wewnątrz pustek widoczne są warstewki kości blaszkowatej odkładanej dośrodkowo, co świadczy o stopniowym ich zarastaniu i tworzeniu kanałów Haversa. Przy skrzyżowanych nikolach, wokół obrzeżenia jamy szpikowej, w najgłębszych partiach szlifów obserwujemy naprzemiennie ułożone ciemne i jasne warstewki włókien kolagenowych. W obrębie tego obszaru wydaje się występować mniej jamek kostnych niż w pozostałych, kierując się w stronę periosteu, partiach szlifów. Struktura ta to kość blaszkowata pochodzenia śródkostnego odkładana u niektórych osobników różnych taksonów wokół jamy szpikowej (**Ryc. 45D**). Przesuwając się w stronę zewnętrznej krawędzi szlifów widzimy wyraźne przejście do strefy o włóknach kolagenowych ułożonych, jak obserwujemy na mniejszych powiększeniach (**Ryc. 46B**), równolegle. Większe zbliżenia pokazują nieco inną sytuację gdzie ich ułożenie jest mniej regularne. Włókna pomimo ogólnej tendencji do układania się równolegle względem siebie są miejscami rozrzucone, czasem tworząc wiązki, co jest charakterystyczne dla splotowatej substancji międzykomórkowej kości. Jamki kostne są w tym rejonie owalne, gdzieś tam będąc spłaszczone i lekko wydłużone. Obserwujemy tu kość włóknisto-blaszkowatą przechodzącą w kość o równolegle ułożonych włóknach, co wskazywałoby na zmniejszenie tempa wzrostu (**Ryc. 45E**). Idąc jeszcze dalej w stronę okostnej stopień uporządkowania włókien

kolagenu wzrasta. Przy skrzyżowanych nikolach ich równoległe względem siebie ułożenie jest bardziej ewidentne. W świetle normalnym obserwujemy większy udział spłaszczonych, wydłużonych jamek kostnych. Jednak obecność jamek o owalnym kształcie jest dalej widoczna świadcząc o niepełnym przejściu do kości pseudoblaszkowatej. Przejście to nie jest jednak w pełni ukończone gdyż kawałek dalej w stronę perisoteum włókna kolagenowe na powrót wykazują wyraźną nieregularność jeśli chodzi o ułożenie względem siebie. Ponownie możemy obserwować wiązki włókien w obrębie istoty zbitej. Jamki kostne są ponownie owalne jak ma się to w przypadku splotowatej substancji międzykomórkowej kości. Miejscami jedynie widoczne są wysepki o bardziej regularnie ułożonych włóknach (jednak nadal nie są one w pełni wykształcone tak jak w typowej kości pseudoblaszkowatej). Sytuacja utrzymuje się prawie do krawędzi płytki cienkiej gdzie tuż przed periosteum pojawiają się spłaszczone i wydłużone w stosunku do obserwowanych wcześniej jamki kostne. Być może jest to wynikiem wahań w tempie wzrostu odzwierciedlonym stopniem organizacji włókien kolagenowych jak miało to miejsce w głębszych partiach kości korowej. Może to być również świadectwem stałego spowolnienia tempa wzrostu w związku ze zbliżaniem się do punktu, w którym osiągnięta jest dojrzałość płciowa.

Stopień unaczynienia kości, w przypadku szlifów o numerze ZPAL Ab III 1688, jest niewielki (**Ryc. 45B i 46A**). Proste kanały dla naczyń krwionośnych oraz osteony pierwotne występują stosunkowo rzadko i są przeważnie niewielkiej średnicy. Wyraźnie większe skupienia obserwujemy w bocznej oraz przyśrodkowej partii płytki cienkiej oraz w miejscach o bardziej nieuporządkowanym układzie włókien kolagenu. Kanały ułożone są równoległe do osi długiej kości ale także laminarnie, miejscami wykazując układ splotowaty, jak również są ułożone w rządki biegnący wewnątrz kości korowej po ścieżce układającej się mniej więcej współkształtnie do krawędzi zewnętrznej kości. W części przyśrodkowej, począwszy od jamy szpikowej do okostnej, obserwujemy także kanały ułożone promieniowo. Co ciekawe w miejscu tym, przy skrzyżowanych nikolach, widoczny jest wyraźnie odmienny układ włókien kolagenowych o zdecydowanie mniejszym uporządkowaniu niż na ściankach tylnej i przedniej opisywanej kości. Może być to świadectwem nieco szybszego tempa wzrostu w tym obszarze, za czym idzie zmiana jej kształtu w trakcie ontogenezy.

Opisane zostaną teraz płytki cienkie przygotowane w Instytucie Paleobiologii PAN (IP PAN).

Kolejny szlif wykonany został w okolicy pęknięcia i ubytku kości, mniej więcej na wysokości  $\frac{2}{3}$  długości całego okazu licząc od nasady bliższej. W poniższym opisie będzie on oznaczony numerem ZPAL Ab III 1688 TS 1. W wyniku uszkodzeń kości płytka cienka jest niekompletna. Obejmuje ona jedynie wycinek pełnego przekroju przez trzon. Cechą rzucającą się w oczy, odróżniająca omawiany szlif od opisanego powyżej pochodzącego z tego samego okazu, jest większa ilość pustek erozyjnych wokół jamy szpikowej, głównie w okolicy jej wierzchołka przyśrodkowego. Jest to zapewne spowodowane zbliżaniem się w kierunku nasady dalszej, która podobnie jak nasada bliższa, jest głównie zbudowana z kości gąbczastej. Widoczne są trzy większe, rozciągnięte współkształtnie do jamy szpikowej pustki usytuowane najbliżej niej oraz wiele nieco mniejszych zajmujące około  $\frac{1}{3}$  grubości ścianki kości. Jamki kostne widoczne w substancji międzykomórkowej otaczające wspomniane pustki są spłaszczone i wydłużone wrzecionowato. Przy skrzyżowanych nikolach obserwujemy wyraźne ciemne i jasne warstewki otaczające pustki jak podczas powstawania osteonów wtórnych (kanałów Haversa). Jest to kość blaszkowata charakterystyczna dla okresów o wolniejszym tempie wzrostu. Kość tego typu jest również odłożona na obrzeżeniu jamy szpikowej jak w przypadku niektórych innych szlifów. W żadnym miejscu pomiędzy koncentrycznymi zespołami warstewek nie jest widoczna kość pierwotna powstała podczas wczesnych etapów rozwoju osobniczego. Przesuwając się bardziej w stronę okostnej, pustki erozyjne i tym samym warstewki kości pomiędzy nimi zdają się być zgniecione. Możemy tym samym określić ten typ mikrostruktury jako ściśniętą grubo beleczkową kość gąbczastą powstającą podczas przemieszczania (dryftu) pewnych partii kości w trakcie jej wzrostu na długość (CHINSAMY 1997). Nie obserwujemy ostrego, zaznaczone w postaci wyraźnej linii oddzielającej dwa typy mikrostruktur, przejścia od kości gąbczastej do istoty zbitiej. Kontakt wydaje się falisty z kilkoma pustkami wnikającymi w obręb kości korowej. Znaczyłoby to, że nie nastąpił w tym obszarze proces odwrócenia depozycji tkanki kostnej od skierowanego na zewnątrz do skierowanego do środka, tzw. rewersja (CHINSAMY 1995). Tuż za obszarem objętym procesem przebudowy i dryftu, w głębokich partiach kości korowej, obserwujemy włókna kolagenowe ułożone mniej więcej równolegle w stosunku do siebie. Miejscami zdają się one wykazywać mniejszy stopień regularności tworząc odstające od pozostałych włókna. Jamki kostne w tym obszarze są spłaszczone, lekko wydłużone, jednak nie w takim stopniu jak w kości blaszkowatej. Niektóre wydają się być bardziej owalne ale są one w wyraźnej mniejszości. Cechy te wskazują na kość pseudoblaszkowatą odkładaną przy niskim tempie wzrostu.



Przesuwając się dalej w kierunku okostnej, podobnie jak we wcześniej opisanym szlifie z tej samej kości, stopień uporządkowania włókien kolagenu spada. Oprócz dalej widocznego ułożenia równoległego obserwujemy miejscowo wiązki włókien kolagenowych. W świetle normalnym odmienny jest również kształt jamek kostnych, które stają się bardziej owalne. Obserwujemy tutaj fakt przejścia do tzw. splotowatej substancji międzykomórkowej kości charakterystycznej dla wyższego tempa wzrostu. W różnych miejscach szlifu pojawia się większe lub mniejsze skupisko kości pseudowarstwowej wymiennie z włóknisto-blaszkowatą w obrębie istoty zbitej. Sytuację taką obserwujemy do samej okostnej. W szlifie widoczny jest również obszar w części przyśrodkowej kości będący zbudowany nieco odmiennie od otaczających go stref. Jest wyraźnie zbudowany ze splotowatej substancji międzykomórkowej kości. Jest on także unaczyniony w sposób odmienny, nieco większymi kanałami dla naczyń krwionośnych. Są przeważnie podłużne z lekką tendencją do ułożenia laminarnego. Pozostałe partie szlifu wykazują średni do małego stopień unaczynienia małymi, głównie podłużnymi kanałami.

Następna płytka cienka pochodząca z IP PAN została wykonana kawałek dalej za omówionym wyżej szlifem, przesuwając się w kierunku nasady dalszej. Opisano ją w tej pracy numerem ZPAL Ab III 1688 TS 2. Ze względu na uszkodzenia tej części kości obserwujemy liczne pęknięcia oraz spore ubytki w obrębie szlifu. W przeciwieństwie do wcześniej opisanych szlifów z tej samej kości jama szpikowa oprócz pokruszonych fragmentów ścianek kości jest wypełniona osadem. W okolicy jamy szpikowej, w głębokich partiach przekroju widoczna jest kość gąbczasta złożona z beleczek kostnych okalających pustki erozyjne. Proces przebudowy kości utworzył średnią ilość (należy pamiętać, że omawiany jest tutaj jedynie zachowany na danej wysokości fragment okazu) owalnych, miejscami nieco bardziej rozciągniętych pustek. Są one przeważnie średniej wielkości ale występują również cztery duże puste przestrzenie. Wewnątrz każdej z nich w świetle spolaryzowanym widoczne są jasne i ciemne warstewki odkładane dośrodkowo – jest to kość blaszkowata. Jej obecność oznacza stopniowe zarastanie pustek i tworzenie kanałów Haversa. Na obrzeżeniu jamy szpikowej również dośrodkowo została odłożona kość blaszkowata pochodzenia śródkostnego widoczna w pozostałych opisanych wyżej szlifach. Wyraźnie odmienny jest natomiast stopień wykształcenia rejonów objętych przebudową kości i tym samym stopień zaawansowania tego procesu. W powyższych szlifach pustek powstałych wskutek działalności osteoklastów jest więcej i są one ciasniej upakowane. Kość

blaszkowata wypełnia całkowicie przestrzenie pomiędzy nimi a w żadnym miejscu nie obserwujemy kości pierwotnej. Natomiast w opisywanym obecnie szlifie (ZPAL Ab III 1688 TS 2) odległości pomiędzy pustkami są większe. Pomiedzy nimi wyraźnie widoczna jest kość pierwszej generacji z włóknami kolagenowymi ułożonymi mniej więcej równolegle, jak obserwujemy to przy skrzyżowanych nikolach. Kość pierwotna posiada spłaszczone jamki kostne, miejscami bardziej owalnego kształtu. W jej obrębie występują też wiązki włókien, jednak są one w mniejszości. Kość tę najlepiej jest scharakteryzować jako kość pseudoblaszkowatą przechodzącą w kość włóknisto-blaszkowatą. Kość gąbczasta wykształcona podobnie do wcześniej opisanych szlifów okazu ZPAL Ab III 1688 występuje jedynie w części przyśrodkowej omawianej obecnie płytki cienkiej przy obrzeżeniu jamy szpikowej. Jeśli chodzi o wykształcenie mikrostruktur kości, to jest ono podobne. Jak wspomniano wyżej idąc od głębokich partii szlifów obserwujemy kość o równolegle ułożonych włóknach kolagenu przechodzącą w rejon o tkanej substancji międzykomórkowej kości ciągnący się do samej okostnej. Miejscami ponownie obserwujemy powrót do kości pseudowarstwowej. Unaczynienie opisywanego szlifów jest stosunkowo niewielkie z bardzo małymi kanałami ustawionymi przeważnie równolegle do osi długiej kości.

Przesuwając się jeszcze bliżej w stronę końca dalszego kości wykonano kolejny szlif opisany w tej pracy jako ZPAL Ab III 1688 TS 3. W wyniku uszkodzeń w tej części okazu, sporych ubytków i licznych pęknięć, płytka cienka jest niekompletna pozwalając na obserwację jedynie małego fragmentu ścianki kości. Zachowana jest część przyśrodkowa zarysowująca niewielki obszar nie wypełnionej osadem jamy szpikowej, na której obrzeżeniu widoczne są wykrystalizowane w procesie fosylizacji minerały oraz drobne okruchy kości. Przy skrzyżowanych nikolach możemy zauważyć przeplatające się jaśniejsze i ciemniejsze warstewki kości blaszkowatej pochodzenia śródkostnego. Wokoło jamy szpikowej, w okolicy jej przyśrodkowego wierzchołka, obserwujemy pustki erozyjne powstałe w wyniku procesu przebudowy kości. Są one duże i średnie o spłaszczonym kształcie w najgłębszych partiach kości oraz małe o nieregularnych kształtach, miejscami owalne idąc w kierunku periosteum. W rejonie przyśrodkowego wierzchołka jamy szpikowej pustki erozyjne występują stosunkowo blisko wokół siebie tworząc wyraźnie kość gąbczastą. Belecзки między nimi zbudowane są z kości blaszkowatej bez śladu kości pierwotnej w ich obrębie. Mniej więcej na wysokości 2/3 odległości od obrzeżenia jamy szpikowej do okostnej kość beleczkowa zanika przechodząc w istotę zbitą. Kontakt pomiędzy nimi jest miejscami wykształcony

w postaci wyraźnej linii odcinającej dwa typy mikrostruktur. Oznacza to iż proces odwrócenia depozycji kości już się rozpoczął. W najgłębszych partiach istoty zbitej widoczne są jeszcze pustki erozyjne jednak występują one rzadko i są głównie niewielkich rozmiarów. Typ mikrostruktury pomiędzy kością gąbczastą a perisoteum jest podobny jak u wyżej opisanych szlifów z tego samego okazu. Widoczne są włókna kolagenu ułożone mniej więcej równolegle w stosunku do siebie i jamki kostne o spłaszczonym kształcie, co wskazuje na wolniejsze tempo wzrostu w niektórych obszarach charakterystyczne dla kości pseudoblaszkowatej. Jednak przeważającym typem jest kość włóknisto-blaszkowata z włóknami kolagenu ułożonymi nieregularnie i owalnymi jamkami kostnymi. Cechy te wskazują na wyższe tempo wzrostu w tych rejonach. Stopień oraz sposób wykształcenia unaczynienia omawianego aktualnie szlif u również nie odbiega od opisanych wyżej płytek cienkich wykonanych z kości udowej o numerze ZPAL Ab III 1688.

Ostatnim szlifem z tej kości jest płytka cienka opisana w bieżącej pracy numerem ZPAL Ab III 1688 TS 4. Została ona wykonana z miejsca zlokalizowanego najbliżej nasady dalszej kości spośród wszystkich szlifów z tego okazu. Jest ona jednocześnie najbardziej zniszczona z tych preparatów. Obserwujemy jedynie mały fragment kości z licznymi dużymi ubytkami oraz spękaniem. Zachowana część jamy szpikowej jest wypełniona osadem i minerałami wykrystalizowanymi po śmierci organizmu. W jej obrębie widoczne są również okruchy kości powstałe wyniku uszkodzeń okazu. Budowa tego szlif, jeśli chodzi o mikrostrukturę, nie odbiega znacząco od omówionych powyżej preparatów. Wokół pozostałości jamy szpikowej obserwujemy warstewki kości blaszkowatej pochodzenia śródkostnego. Proces przebudowy jest nieco inaczej zaznaczony niż w opisanym powyżej szlifie (ZPAL Ab III 1688 TS 3). Pustki erozyjne nie są tak liczne i nie zajmują tak dużego obszaru. Widoczne są jednak trzy duże przestrzenie i pozostałe średnich rozmiarów. Nie są one tak ściśle upakowane jak ma to miejsce w płytce cienkiej omówionej powyżej. Wszystkie one posiadają wewnątrz na obrzeżeniu ciemne i jasne warstewki kości blaszkowatej odkładanej dośrodkowo. Pomiedzy pustkami zaobserwować możemy niezresorbowaną kość pierwszej generacji. Istota zbita przy mniejszym powiększeniu wydaje się wykazywać równoległe ułożenie włókien kolagenu charakterystyczne dla wolniejszego tempa wzrostu. Przy większych powiększeniach widać jednak, że tego typu mikrostruktura występuje miejscowo w omawianym szlifie a przeważają włókna rozrzucone bardziej nieregularnie, skupione w wiązki typowe dla splotowatej substancji międzykomórkowej kości tworzonej podczas okresów

o szybszym tempie wzrostu. Unaczynienie kości jest podobne do powyższych płytek cienkich pochodzących z okazu ZPAL Ab III 1688.

### *ZPAL Ab III 2352*

Okaz u numerze katalogowym ZPAL Ab III 2352 to prawa kość udowa zbliżona rozmiarami do kości o numerze ZPAL Ab III 241. Brak jest w niej nasady bliższej (głowa kości udowej została całkowicie zerodowana) oraz widoczne są wyraźne ubytki nasady dalszej (głównie kłykieć przyśrodkowy jak również powierzchnia kłykcia bocznego uległy erozji). Obie przynasady oraz trzon kości zachowały się, umożliwiając wykonanie szlifów ze środka opisywanej kości. Okaz jest częściowo, głównie w środkowej części, pokryty twardym osadem mułowcowo-iłowcowym, którego nie usunięto ze względu na przeznaczenie kości do analizy osteohistologicznej (osad „obudowując” okaz ułatwił jego cięcie zmniejszając ryzyko pęknięcia kości). Pozostała powierzchnia kości jest dobrze zachowana z widocznymi drobnymi pęknięciami nie zaburzającymi obserwacji istotnych cech anatomicznych. Krętarz IV uległ drobnym uszkodzeniom jednak obserwacje sposobu jego wykształcenia u omawianego taksonu są możliwe. Na przekroju kości widoczna jest dobrze rozwinięta jama szpikowa wypełniona zlityfikowanym osadem i promieniowe pęknięcia istoty zbitej kości.

Szlif wykonany został ze środka trzonu. Ogólne obserwacje płytki cienkiej pokazują mniej więcej promieniowe spękania ścianek kości, drobne ubytki i przemieszczenia powstałe zapewne głównie podczas procesu fosylizacji (ze względu na obecność wewnątrz i wokół kości osadu deformacje podczas wykonywania szlifów wydają się mało prawdopodobne) (**Ryc. 47A**). Nie obserwujemy silnie rozwiniętego procesu przebudowy kości. Widocznych jest zaledwie kilka małych pustek erozyjnych, co może wskazywać na początki tego procesu u omawianego okazu. Najgłębsze partie warstwy korowej kości, okalające jamę szpikową, przy skrzyżowanych nikolach wykazują równolegle ułożone względem siebie włókna kolagenowe charakterystyczne dla pseudoblaszkowatej substancji międzykomórkowej kości. W świetle normalnym obserwujemy spłaszczone, wydłużone przestrzenie dla komórek kostnych. Miejscami mają one bardziej owalny kształt. Ich układ jest uporządkowany, gdziekolwiek jedynie widać odstępstwa od tej reguły. W obrębie tej strefy, jaką można nazwać typem o równolegle ułożonych włóknach, rozmieszczone są osteony pierwotne o koncentrycznie ułożonych warstewkach kości. Idąc w stronę okostnej obserwujemy

zmianę ułożenia włókien kolagenowych, które stają się mniej uporządkowane, miejscami mające postać ustawionych w różnym kierunku względem siebie wiązek. Ilość przestrzeni dla komórek kostnych o kształcie owalnym jest wyraźnie większa. Wskazywałoby to na splotowatą substancję międzykomórkową kości, typową dla okresu szybszego tempa wzrostu, oraz na kość włóknisto-blaszkowatą. Nie jest to jednak typowa tego typu mikrostruktura jak np. u dinozaurów. Przesuwając się dalej w kierunku okostnej z powrotem następuje zmiana na kość pseudoblaszkowatą (**Ryc. 47D**), manifestując się zmianą w kształcie przestrzeni dla komórek kostnych i ułożeniem włókien kolagenowych. Sytuacja kiedy następuje zmiana w wykształceniu substancji międzykomórkowej kości powtarza się jeszcze dwa razy skutkując obecnością w okolicy okostnej kości o równolegle ułożonych włóknach. Powyższe transformacje są zapewne wynikiem zmian tempa wzrostu w trakcie rozwoju osobniczego organizmu (**Ryc. 48B**). Ich cykliczność mogłaby sugerować związek z sezonowością klimatu lub zmianami w środowisku życia opisywanego taksonu, jednak niewidoczne są w omawianym szlifie żadne linie wstrzymanego wzrostu bądź pierścienie łączone często z podobnymi wahaniami.

Istota zbita kości omawianego szlifu jest unaczyniona średnią, miejscami małą ilością kanałów ułożonych przeważnie równolegle względem osi długiej kości. Są one głównie wykształcone w postaci pierwotnych osteonów. Miejscami występują proste kanały dla naczyń krwionośnych. Ich ułożenie jest zróżnicowane. Obserwujemy kanały skupione w grupy, ustawione w rzadek wokół całego szlifu przeważnie w okolicy okostnej, gdzieś ułożone promieniowo lub laminarnie (**Ryc. 47B, C i 48A**).

W obrębie całego szlifu nie występują żadnego typu struktury (pierścienie, linie wstrzymanego wzrostu) wskazujące na okresowe spowolnienia tempa wzrostu. Wokół jamy szpikowej nie odłożyła się kość blaszkowata pochodzenia śródkostnego. Jest to zapewne wynikiem utrzymywania się, pomimo rozmiarów kości, wyższego tempa wzrostu i nie osiągnięcia jeszcze w przypadku tego okazu dojrzałości płciowej oraz maksymalnych rozmiarów ciała. Różnice w czasie w jakim zwierzę osiąga powyższe parametry są różne pomiędzy osobnikami tego samego gatunku, co dotyczy zarówno taksonów kopalnych jak i współczesnych (KLEIN & SANDER 2007).

## ZPAL Ab III 241

Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 241, to niekompletna lewa kość udowa reprezentowana przez nasadę bliższą i fragment trzonu. Stanowi ona element kostny należący do jednego z najstarszych, pod względem wieku osobniczego, zwierząt, które poddano analizie osteohistologicznej opisanej w tej pracy. Stan zachowania okazu, pomimo braku sporego fragmentu, jest dobry. Na powierzchni widoczne są spękania oraz drobne ubytki. Nie zaburzają one jednak w sposób drastyczny ogólnego wyglądu i kształtu kości. Głowa kości udowej jest kompletna z dobrze widoczną pofałdowaną powierzchnią, świadczącą o obecności *in vivo* chrząstki stawowej. Wyraźnie widoczne jest utracenie fragmentu grzbietu IV krętarza. Na przekroju, w miejscu gdzie wykonano cięcie, obserwujemy dobrze wykształconą jamę szpikową wypełnioną po śmierci zwierzęcia osadem oraz grube ścianki kości z widocznym już gołym okiem dużym udziałem kości gąbczastej. Może być to wynikiem zbliżania się, biorąc pod uwagę lokalizację miejsca, z którego wykonano szlif, do nasady kości, które to zwykle zbudowane są ze znacznej ilości beleczek kostnych. Bardziej prawdopodobne jednak, że jest to wynik procesu przebudowy kości prowadzącego do powstania pustek erozyjnych będących wynikiem działalności osteoklastów (może mieć to związek z trybem życia fitozaurów; patrz rozdział *Wnioski z badań osteohistologicznych*).

Szlif został wykonany z końca zachowanego trzonu omawianej kości, w połowie odległości pomiędzy środkiem trzonu a przynasadą bliższą, zahaczając o dalszą część IV krętarza. Ogólny wygląd płytki cienkiej pod mikroskopem potwierdza wspomniane wyżej obserwacje. Kość udowa posiada dobrze rozwiniętą jamę szpikową, która została wypełniona osadem. Wokół niej widoczna jest warstewka minerałów wykrysztalizowanych dośrodkowo po śmierci organizmu (**Ryc. 49A**). Charakterystyczny jest silnie rozwinięty proces przebudowy kości. Mniej więcej 2/3 tkanki kostnej, rozpoczynając od najwcześniej odłożonych obszarów, uległo resorpcji i rozpoczął się proces kościotworzenia (**Ryc. 50A i B**). Obserwujemy liczne łączące się ze sobą pustki erozyjne, od bardzo dużych i rozciągniętych, otaczających jamę szpikową w części przyśrodkowej kości patrząc względem IV krętarza, poprzez średnie do małych. Wskutek procesu przebudowy praktycznie we wszystkich miejscach szlifu, z małymi wyjątkami, kość pierwotna odłożona podczas wczesnych etapów ontogenezy uległa resorpcji. Wewnątrz wielu powstałych w ten sposób pustek zaobserwować można początki lub bardziej zaawansowane etapy odkładania do wewnątrz kości blaszkowatej,

z wrzecionowato wydłużonymi, spłaszczonymi przestrzeniami dla komórek kostnych oraz oddzielonej od otaczającej tkanki kostnej linią nieciągłości – są to etapy tworzenia kanałów Haversa (osteonów wtórnych). Proces przebudowy rozpoczął się zapewne na doogonowej ścianie kości, gdzie widoczny jest charakterystyczny trójkątny grzbiet będący elementem IV krętarza. Proces jaki obserwujemy w tej części szlifów stanowi co najmniej drugą jego generację o czym świadczą częściowo zresorbowane i poprzecinane nowymi wcześniejsze kanały Haversa (**Ryc. 49D**). Na uwagę zasługuje rozłożenie powstałych pustek. Jak wspomniano wyżej zajmują one mniej więcej 2/3 tkanki kostnej pomiędzy jamą szpikową a okostną. Pustki erozyjne przeważają po stronie doogonowej kości, dochodząc w rejonie IV krętarza do zewnętrznej ścianki kości. Po stronie bocznej względem wspomnianego krętarza wyraźnie widać dwa zespoły pustek. Pierwszy zajmujący rejon najbliższy jamy szpikowej charakteryzujący się mniej lub bardziej regularnymi pustkami i drugi, najprawdopodobniej późniejszy, o spłaszczonych, wrzecionowato wydłużonych pustkach układających się w łukowato wygiętą w stronę krętarza strukturę. Najmniejszy udział procesu przebudowy kości występuje po przeciwnej stronie w stosunku do tej, na której obserwujemy fragment krętarza. Zajmuje on tu około połowy tkanki kostnej. Różnice w intensywności i sposobie wykształcenia procesu przebudowy są zapewne wynikiem zmian ontogenetycznych i rozkładu sił działających na kość podczas np. poruszania się. Kość pierwotna, widoczna w niektórych miejscach pomiędzy tworzącymi się kanałami Haversa (**Ryc. 49E: Pmb**), przy mniejszym powiększeniu, głównie przy skrzyżowanych nikolach, wydaje się być zbudowana z równoległe ułożonych włókien kolagenowych. Przy większym powiększeniu w świetle normalnym widać, że przestrzenie dla komórek kostnych wykazują pewien stopień nieregularności jeśli chodzi o ułożenie – nie są idealnie równoległe ustawione względem siebie. Mają lekko spłaszczony, wydłużony kształt. Wskazywałoby to na tzw. kość o równoległe ułożonych włóknach (kość pseudoblaszkowatą). Na uwagę zasługuje fakt obecności w obrębie opisanych przestrzeni dla komórek kostnych przestrzeni o owalnym kształcie charakterystycznym dla kości włóknisto-blaszkowatej. Przypomina to np. sytuację opisaną przez HOUSSAYE *et al.* (2008) dla kręgów mozazauroida z gatunku *Carentonosaurus mineaui*. W jednym ze szlifów opisanych w powyższej pracy autorzy zaobserwowali kość o równoległe ułożonych włóknach kolagenowych zawierającą w sobie przestrzenie dla komórek kostnych wykazujące cechy pośrednie dla wspomnianego typu mikrostruktury kości a tzw. kości splotowatej. Sytuacja w opisywanym szlifie (ZPAL Ab

III 241) wygląda podobnie. Na kontakcie strefy objętej procesem przebudowy kości a młodszymi, bliższymi okostnej partiami widzimy przy skrzyżowanych nikolach wyraźną zmianę układu włókien kolagenowych. Od opisanych wyżej, ułożonych równolegle przechodzą one do skupionych w nieregularnie rozrzucone wiązki. Wskazywałoby to na mniejszy stopień organizacji ze względu na zwiększenie tempa wzrostu kości. Podobne przejścia są typowe pomiędzy poszczególnymi typami mikrostruktur (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.* 1990) jednak należałoby się spodziewać sytuacji odwrotnej w wyniku spadku tempa wzrostu w późniejszych etapach ontogenezy. Tuż za granicą pomiędzy strefami o dwóch rodzajach ułożenia włókien kolagenu, w obrębie rejonu o tzw. splotowatej substancji międzykomórkowej kości, obserwujemy przy rozkrzyżowanych nikolach dwie jasne linie będące strefami pozbawionymi przestrzeni dla komórek kostnych. Są to tzw. pierścienie świadczące o okresach wyraźnego spowolnienia wzrostu kości. Natura tego typu struktur nie jest dokładnie rozpoznana. Mogą one występować w cyklu rocznym będąc odpowiedzią na sezonowość klimatu (CASTANET 1994) lub być wywołane przez okresowe, niekoniecznie roczne, wahania w środowisku w jakim żyje dane zwierzę (HOUSSAYE *et al.* 2008). Cała strefa istoty zbitej pomiędzy regionem objętym procesem przebudowy a okostną jest średnio unaczyniona zarówno prostymi kanałami dla naczyń krwionośnych jak i osteonami pierwotnymi (**Ryc. 50A**). Ułożone są one głównie podłużnie w stosunku do linii cięcia, odmiennie zależnie od miejsca szlif w jakim się znajdujemy - od skupionych w zespoły, poprzez ustawione w rządok okrążający cały szlif wzdłuż owalnej linii, miejscami ułożone promieniowo względem jamy szpikowej, do tworzących jedynie miejscowo mniej więcej współkształtnie ułożone względem periosteum kanały. Przesuwając się w kierunku okostnej obserwujemy stopniowe porządkowanie się ułożenia włókien kolagenowych, które wydają się układać równolegle względem siebie, a także zmniejszenie ilości kanałów dla naczyń krwionośnych. Pojawia się również strefowość odzwierciedlająca okresowe spowolnienie a nawet całkowite zatrzymanie wzrostu zapisane w postaci tzw. linii wstrzymanego wzrostu (LAGs) widocznych w postaci ciemnych kresek za pierścieniami (**Ryc. 49B**). Strefy pomiędzy okresami kiedy wzrost był kontynuowany stają się mniej miększe powodując coraz ściśsze upakowanie pierścieni i linii wstrzymanego wzrostu przy periosteum. Jest to tzw. zewnętrzna warstwa okalająca (OCL/EFS) (**Ryc. 49B**) typowa dla zwierząt, które osiągnęły dojrzałość płciową a ich tempo wzrostu ulega drastycznemu zahamowaniu. Na opisywanym szlifie zaobserwować można co najmniej 10 linii wskazujących na drastyczne spowolnienie



wzrostu. W zewnętrznych partiach szlif, w okolicy grzbietu IV krętarza, szczególnie po jego bocznej stronie widoczna jest mikrostruktura mająca postać nieregularnych pustek wewnątrz jakby pofałdowanej kości. Jest to ściśnięta grubo beleczkowa kość gąbczasta powstająca podczas procesu tzw. dryftu kości. Jest on związany z przemieszczaniem się fragmentów kości na skutek jej rozrostu i wydłużania.

## 10.2 OPIS SZLIFU KOŚCI STRZAŁKOWEJ

### *ZPAL Ab III 750*

Okaz o numerze ZPAL Ab III 750, to mniej więcej połowa bliższa prawej kości strzałkowej fitozaura z Krasiejowa. Okaz, oprócz braku dalszej części kości oraz kilku spękań, jest względnie dobrze zachowany, co pozwoliło na prawidłowe określenie jego przynależności systematycznej.

Ogólny wygląd szlif, ukazuje spękane na duże fragmenty oraz miejscami przemieszczone ścianki kości. Jama szpikowa jest średnich rozmiarów bez większego udziału kości gąbczastej. Nie obserwujemy także dużej ilości minerałów wykrystalizowanych po śmierci osobnika we wnętrzu jego elementu kostnego (**Ryc. 51A**). Proces przebudowy jest dość słabo zaznaczony (**Ryc. 52A**). Reprezentowany jest on jedynie przez dwie średnie i kilka mniejszych pustek resorpcyjnych. Beleczki pomiędzy nimi są stosunkowo grube, a powstałe kanały Haversa nie w pełni zarosły kością blaszkowatą odkładaną dośrodkowo. Wskazywałoby to na młody wiek osobnika, do którego należała opisywana kość. Jednakże pozostałości kości blaszkowatej pochodzenia śródkostnego, poprzemieszczane z okolic jamy szpikowej wskazują, iż osiągnęła ona już maksymalne rozmiary i jej wzrost został zatrzymany. Dodatkowo na wiek biologiczny wskazuje stopień unaczynienia kości widoczny na szlifie. Jest on stosunkowo niewielki. Ścianki kości są jednolite bez dużej ilości przestrzeni dla naczyń krwionośnych. Obecne w kości kanały są niewielkich rozmiarów i układają się przeważnie koncentrycznie względem osi długiej kości. Przy nikolach rozkrzyżowanych jamki kostne są owalne, lekko spłaszczone i obserwujemy tendencje do porządkowania się wzajemnego ich rozmieszczenia względem siebie. Obraz przy skrzyżowanych nikolach pokazuje włókna kolagenu ułożone mniej więcej równolegle. Wskazuje to na obecność kości pseudowarstwowej, odkładanej w reżimie spowolnionego tempa wzrostu

w stosunku do najmłodszych osobników, jako głównego budulca kości korowej. W okolicy periosteum, zarówno przy skrzyżowanych jak i rozkrzyżowanych nikolach, obserwujemy struktury będące najprawdopodobniej liniami wstrzymanego wzrostu. Ich rozmieszczenie jest jednak nieco inne niż u okazu ZPAL Ab II 241 (najstarsza, pod względem wieku biologicznego, kość udowa). Początkowo pojawiają się trzy linie, po których następuje przerwa i na powrót obserwujemy do samej krawędzi okostnej liczne linie rozmieszczone blisko siebie, których jednak, moim zdaniem, nie można określić jako zewnętrzną blaszkę okalającą. Takie rozmieszczenie LAGów mogłoby wskazywać na pojawienie się ich jako odpowiedź na kryzysy w środowisku jakich doświadczył badany osobnik. Niemniej jednak duża ich ilość przy krawędzi periosteum sugerowałaby osiągnięcie dojrzałości płciowej. Różnice pomiędzy LAGami obserwowanymi w kości udowej a strzałkowej mogą być jednak wynikiem odmiennego schematu wzrostu różnych elementów kostnych tego samego osobnika. Biorąc pod uwagę wszystkie wspomniane powyżej cechy badany osobnik, pod względem wieku biologicznego, najprawdopodobniej osiągnął swoje maksymalne rozmiary ciała oraz dojrzałość płciową.

Na uwagę zasługuje obserwowana w okolicy periosteum, mająca postać półksiężycy struktura. Zarówno przy nikolach rozkrzyżowanych jak i skrzyżowanych, jak również tych wykonanych z włożoną gipsówką i ćwierćfalówką wyraźnie widzimy odmienny układ kanałów dla naczyń krwionośnych jak i rodzaj kości budujący opisywany fragment w porównaniu do reszty kości korowej (**Ryc. 51B-D**). Wspomniany fragment jest utworzony z osteonów drugiej generacji wykazujący charakterystyczne warstewki kości blaszkowatej odłożonej dośrodkowo, co wskazuje na przebudowę Haversa jako czynnik odpowiedzialny za powstanie opisywanej struktury. Opisywana struktura może mieć związek z przyczepami mięśni oraz ścięgien do kości jednak jej dokładne znaczenie nie jest znane.

### 10.3 OPISY SZLIFÓW KOŚCI RAMIENIOWYCH

#### *ZPAL Ab III 261*

Okaz o numerze ZPAL Ab III 261, stanowiący prawą nasadę wraz z przynasadą dalszą, jest największą kością ramieniową użytą do analizy osteohistologicznej. Rozmiar kości świadczy iż reprezentuje ona najstarszego pod względem wieku osobniczego

fitozaura, z którego kości ramieniowej wykonano szlif. Stan zachowania opisywanej kości jest stosunkowo dobry. Pomimo drobnych spękań powierzchni okazu brak jest dużych i znaczących ubytków. W rejonie nasady dalszej, w miejscu otoczonym za życia chrząstką stawową obserwujemy wewnętrzną, gąbczastą strukturę kości widoczną na skutek erozji zewnętrznej powierzchni okazu. Miejsce, z którego wykonano szlif wykazuje stosunkowo grube ścianki kości, głównie w rejonie przyśrodkowo-doczeszkowym, otaczające niewielkich rozmiarów jamę szpikową.

Ogólny wygląd szlifu ukazuje średniej wielkości jamę szpikową powiększoną o stosunkowo duże pustki resorpcyjne rozmieszczone wokół jej zewnętrznej krawędzi. Jama szpikowa jest pusta w centralnej części. Jedynie przy obrzeżeniach widoczne są wykryształizowane po śmierci minerały (**Ryc. 53A**). Pustki resorpcyjne są podłużne, spłaszczone i układają się mniej więcej współkształtnie do jamy szpikowej (**Ryc. 53B**). Widoczne są uszkodzenia kości gąbczastej w najgłębszych partiach szlifu. Belecзки są popękane i niektóre z nich uległy przemieszczeniu być może wskutek naprężeń w osadzie z jakiego okaz został wydobyty lub jako efekt procesu przygotowania szlifu. Przy skrzyżowanych nikolach obserwujemy kość blaszkowatą z naprzemiennie ułożonymi jasnymi i ciemnymi warstwami kości budującą belecзки kości gąbczastej. Przesuwając się w stronę periosteum wyraźnie zmniejsza się rozmiar i kształt pustek resorpcyjnych. Stają się one bardziej owalnej i niewielkie porównując do tych obserwowanych na obrzeżeniu jamy szpikowej. Ogólnie pustki zajmują około 1/3 powierzchni całego szlifu. Ich ilość może być wynikiem zbliżania się do nasady dalszej ale również i samego wieku osobnika oraz związanym z nim rozbudowanym procesem przebudowy kości. Przesuwając się w stronę zewnętrznej krawędzi kości, na bocznej stronie szlifu w najgłębszych partiach kości korowej obserwujemy osteony pierwszej generacji z odłożonymi koncentrycznie wokół nich warstewkami kostnymi. Widoczne w tym obszarze są również niewielkie osteony drugiej generacji (kanały Haversa) powstałe na skutek resorpcji pewnych obszarów kości i odłożenia dośrodkowo w powstałych przestrzeniach kości blaszkowatej. Niewielki rozmiar kanałów Haversa oraz stosunkowo nieduża ich ilość w tej partii szlifu świadczy o niezbyt zaawansowanym procesie przebudowy kości w bocznej części kości ramieniowej. Substancja międzykomórkowa kości wykazuje pewien stopień nieregularności ułożenia włókien kolagenowych. Są one rozrzucone bez wyraźnego kierunku w najgłębszych partiach kości korowej charakterystycznie dla tzw. spletowatej substancji międzykomórkowej kości. Potwierdza to również kształt jamek kostnych, które są tutaj

owalne. Cechy te wskazują na kość włóknisto-blaszkowatą typową dla okresów o zwiększonym tempie wzrostu. Powyższe wnioski karzą przypuszczać iż opisywany fragment szlifu jest pozostałością kości odłożonej we wczesnych etapach ontogenezy. Idąc dalej w kierunku periosteum, jak obserwujemy przy skrzyżowanych nikolach, zwiększa się udział włókien ułożonych równolegle względem siebie oraz zmienia się kształt jamek kostnych. Obok owalnych, charakterystycznych dla kości włóknisto-blaszkowatej, pojawiają się spłaszczone i lekko wydłużone jamki występujące w obszarach gdzie włókna kolagenowe wykazują większy stopień uporządkowania (**Ryc. 53D**). Przypomina to sytuacje zaobserwowane w kościach udowych starszych pod względem wieku osobniczego fitozaurów (patrz wyżej). Region ten wykazuje jakby wahnięcia pomiędzy okresami o większym tempie wzrostu a okresami o stopniowym jego spadku. W tej partii szlifu nie obserwujemy kanałów Haversa a jedynie osteony pierwszej generacji i proste kanały dla naczyń krwionośnych. Przesuwając się jeszcze dalej w stronę periosteum mikrostruktura kości wykazuje obecność praktycznie jedynie kości o równolegle ułożonych włóknach. Jamki kostne są wyraźnie spłaszczone i podobnie jak włókna kolagenu ułożone równolegle. Wskazuje to na spadek tempa wzrostu, co jest charakterystyczne dla późniejszych etapów ontogenezy. Sytuacja przedstawia się nieco odmiennie na przyśrodkowej, przeciwległej do opisanej powyżej ścianie kości. Praktycznie od samego kontaktu kości gąbczastej z kością korową substancja międzykomórkowa kości cechuje się obecnością głównie równolegle ułożonych włókien kolagenu. Widzimy jednocześnie większą ilość osteonów pierwszej generacji oraz prostych kanałów dla naczyń krwionośnych, a także kanałów Haversa. Na całej rozciągłości kości korowej, od kontaktu z kością gąbczastą do periosteum dominuje kość o równolegle ułożonych włóknach, co wskazuje na wolniejsze tempo wzrostu w tej części szlifu. Mniej więcej na wysokości 2/3 całej kości korowej, licząc od kontaktu z kością gąbczastą, obserwujemy dwie wyraźne linie interpretowane jako linie wstrzymanego wzrostu (LAG) (**Ryc. 53C**). Pierwsza, licząc od strony jamy szpikowej, jest wykształcona jedynie jako ciemna linia w obrębie kości korowej. Druga, położona w niewielkiej odległości za pierwszą idąc w stronę zewnętrznej części szlifu, wykształcona jest w postaci jaśniejszej strefy o mniejszej ilości jamek kostnych, czyli pierścienia, i położonej tuż nad nią ciemnej linii. Obecność tych linii, razem z rozmiarem opisywanego okazu, mogłaby wskazywać na osobnika, który osiągnął już wiek dorosły i być może również dojrzałość płciową. Jednocześnie pojawienie się dwóch LAGów ułożonych blisko siebie bez ich kontynuacji idąc dalej w stronę periosteum mogłoby

wskazywać iż były one, przeciwnie do tych u okazu ZPAL Ab III 241, odłożone wskutek stresu środowiskowego.

### *ZPAL Ab III 714b*

Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 714b jest jedną z dwóch najmniejszych kości ramieniowych poddanych analizie osteohistologicznej. Reprezentowany jest przez dwa fragmenty należące do prawej kości ramieniowej. Są to nasada dalsza wraz z przynasadą i fragmentem trzonu oraz fragment trzonu z pozostałościami przynasady bliższej. Szlif wykonany został z drugiego fragmentu, co pozwoliło na uzyskanie płytki cienkiej z okolicy środka trzonu. Fragment ten posiada na stronie doogonowej spory ubytek zewnętrznej powierzchni kości. Pierwszy fragment, z zachowaną nasadą dalszą, uległ kompresji w kierunku doczaszkowo-doogonowym powodując pęknięcia oraz wyraźne wklęsnięcia zarówno po stronie doczaszkowej jak i doogonowej. Widać to również na przekroju trzonu, który jest wyraźnie bardziej spłaszczony, w kierunku wspomnianym wyżej, niż fragment, z którego wykonano szlif.

Ogólny wygląd szlifu ukazuje średniej wielkości jamę szpikową otoczoną średniej grubości ściankami kości. Obserwujemy liczne spękania oraz spore ubytki kości będące wynikiem stanu zachowania końca dalszego fragmentu, z którego wykonano szlif (**Ryc. 55A**). Cała jama szpikowa jest wypełniona osadem oraz wykryształizowanymi minerałami powstałymi po śmierci organizmu. Wokół zewnętrznej krawędzi jamy szpikowej, przy skrzyżowanych nikolach widoczne są naprzemiennie ułożone ciemne i jasne warstewki kości blaszkowatej (**Ryc. 55D**). Obecne w jej obrębie jamki kostne są wyraźnie spłaszczone i rozciągnięte. Jest to tak zwana kość blaszkowata pochodzenia śródkostnego tworząca wewnętrzną blaszkę okalającą, obecną również w niektórych kościach udowych badanych fitozaurów (patrz wyżej). Charakterystyczny jest brak w obrębie szlifu pustek powstałych na skutek resorpcji podczas przebudowy kości oraz kanałów Haversa (**Ryc. 56A**). Dzięki temu możemy obserwować mikrostruktury powstałe podczas wcześniejszych etapów ontogenezy oraz wewnętrzną blaszkę okalającą. Najgłębsze partie szlifu, zaraz za wewnętrzną blaszką okalającą patrząc w stronę periosteum, na mniejszych powiększeniach wydają się zawierać włókna kolagenowe ułożone równolegle. Patrząc jednak na ten obszar przy użyciu obiektywów o większym powiększeniu dostrzegamy mniej uporządkowany układ, z włóknami kolagenu skupionymi miejscami w pęczki rozrzucone nieregularnie względem siebie

(**Ryc. 55D**). Jamki kostne są owalne i wykazują podobny stopień nieregularności jeśli chodzi o wzajemne ułożenie. Widoczne są również osteony pierwszej generacji z koncentrycznie odłożonymi wokół nich warstewkami kości, bez wyraźnej nieciągłości względem otaczającej substancji międzykomórkowej. Wskazuje to na obecność kości włóknisto-blaszkowatej w tym obszarze, co jest zgodne z wyższym tempem wzrostu na wcześniejszych etapach ontogenezy. Mikrostruktura tego typu występuje do mniej więcej połowy wysokości wycinka szlifu od jamy szpikowej do periosteum. Od tego miejsca zaczyna być widoczny coraz większy udział równolegle ułożonych włókien kolagenowych (**Ryc. 56B**). Podobnie zmiany zachodzą jeśli chodzi o jamki kostne, które przechodzą od owalnych do wydłużonych i spłaszczonych. Jednakże dalej rejestrujemy udział kości włóknisto-blaszkowatej. Zmiany te wskazują zapewne na zmniejszanie się tempa wzrostu wraz z rozwojem osobniczym, odzwierciedlone w postaci stopniowego przejścia do bardziej uporządkowanej mikrostruktury. Podobna sytuacja została zarejestrowana w kościach udowych fitozaurów z Krasiejowa (patrz wyżej). W okolicy perisosteum obserwujemy przy skrzyżowanych nikolach dwie ciemniejsze od otaczającej kości linie. W świetle spolaryzowanym nie są one wyraźnie widoczne (starsza z nich jest wyraźniejsza) (**Ryc. 55E**). Są to być może linie wstrzymanego wzrostu, wykształcone odmiennie niż w kości ramieniowej o numerze ZPAL Ab III 261.

### *ZPAL Ab III 258*

Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 258 jest kolejną, po opisanej wyżej (ZPAL Ab III 714b), najmniejszą kością ramieniową poddaną analizie osteohistologicznej. Podobnie jak powyższy okaz reprezentuje on prawą kość ramieniową i jest podobnych rozmiarów (wydaje się być nieznacznie większy jednak możliwe, że jest to efekt deformacji obu okazów w procesie fosylizacji).

Ogólny wygląd szlifu ukazuje niedużą jamę szpikową otoczoną grubymi ściankami. Oprócz ubytku w ścianie kości oraz spękań rozciągających się od jamy szpikowej do periosteum, nie obserwujemy poważniejszych uszkodzeń szlifu. Jama szpikową jest pusta, jedynie na jej obrzeżach widzimy minerały wykrystalizowane po śmierci zwierzęcia. Proces przebudowy Haversa jest słabo zaznaczony w postaci dwóch średnich i pięciu małych pustek resorpcyjnych zlokalizowanych na obrzeżu jamy szpikowej (**Ryc. 57A**). Ścianki kości są słabo unaczynione, a obecne kanały dla naczyń krwionośnych ułożone są głównie równolegle do osi długiej kości i są niewielkich

rozmiarów (**Ryc. 58A**). Obserwacje kości korowej, zarówno przy rozkrzyżowanych jak i skrzyżowanych nikolach, wykazują jamki kostne owalnych rozmiarów i włókna kolagenu ułożone mniej więcej równolegle względem siebie. Wskazuje to na obecność kości pseudoblaszkowatej jako głównego budulca ścianek kości. W głębszych partiach szlifu obserwujemy jednak udział kości włóknisto-blaszkowatej z owalnymi jamkami kostnymi i włóknami kolagenu ułożonymi mniej regularnie względem siebie (**Ryc. 57B**). Na podstawie powyższych obserwacji możemy stwierdzić, iż tempo wzrostu omawianego osobnika uległo spowolnieniu i zaczął on powoli zbliżać się do dojrzałości płciowej oraz do swoich maksymalnych rozmiarów ciała.

## 10.4 OPISY SZLIFÓW ŻEBER

### *ZPAL Ab III 205*

Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 205 jest żebrem fitozaura z gatunku *P. agnetis* sp. nov. Ogólny widok szlifu wykazuje duży udział kości gąbczastej w budowie wewnętrznej żebra (**Ryc. 59A**). Belecзки kości gąbczastej są miejscowo połamane, głównie w centralnej części przekroju poprzecznego omawianego okazu. Przesuwając się w kierunku periosteum zmniejsza się ilość połamanych beleczek, co sprawia iż obserwacja kształtu pustek powstałych na skutek resorpcji jest możliwa. Rozmiar pustek resorpcyjnych również ulega zmianie przesuwając się od środka szlifu do krawędzi periosteum. Pustki w najbardziej centralnej części są wyraźnie większe. Ich rozmiar stopniowo ulega zmniejszeniu przesuwając się w kierunku kontaktu z kością korową. Miejscami pustki przy samej kości korowej mają eliptyczny kształt, przeciwnie do nieregularnych pustek w głębszych partiach szlifu. Pustki te są otoczone kością pierwszej generacji i stanowią najpóźniejszą generację procesu przebudowy obserwowanego w badanym szlifie. Jama szpikowa została prawie całkowicie „zarośnięta” przez beleczki kostne pozostawiając w centralnej części szlifu niewielki pusty obszar bez wyraźnych granic (wewnętrzna blaszka okalająca, widoczna na szlifach niektórych powyższych okazów nie jest w tym wypadku obserwowana). Kość korowa, w miejscach w których jest widoczna, ograniczona jest jedynie do cienkiej warstwy okalającej cały szlif. Przestrzenie pomiędzy beleczkami kostnymi zostały wypełnione osadem, a następnie w pozostałych pustkach wykryły minerały. Ogólne

wykształcenie budowy wewnętrznej żebra jest bardzo zbliżone do przekrojów kości zwierząt prowadzących wodny tryb życia – mała jama szpikowa bez wyraźnych granic „zarośnięta” przez beleczki kości gąbczastej, kość gąbczasta dominuje jako budulec żebra w stosunku do kości korowej, ograniczonej jedynie do cienkiej warstewki otaczającej cały szlif. Beleczki kości gąbczastej zbudowane są głównie z kości blaszkowatej, co widoczne jest jako naprzemiennie ułożone jasne i ciemne warstewki (blaszki) kości ułożone mniej więcej współkształtnie względem morfologii beleczek. Nie jest to jednak regułą, gdyż w niektórych miejscach widoczne są blaszki kostne nie odzwierciedlające morfologii beleczek. Świadczy to o tym iż proces przebudowy kości (przebudowy Haversa) prowadzący do resorpcji istniejącej tkanki kostnej, a następnie charakteryzujący się zarastaniem w kierunku dośrodkowym powstałych w wyniku tego procesu pustek przebiegał przynajmniej dwa razy podczas ontogenezy badanej kości. Skutkuje to resorpcją utworzonych na wcześniejszym etapie przebudowy kanałów Haversa i utworzeniem kolejnej ich generacji. Kość korowa, jak już wspomniano wyżej, ograniczona jest jedynie do cienkiej warstewki okalającej szlif (**Ryc. 59 B-E**). W jej obrębie widoczna jest stratyfikacja widoczna przy rozkrzyżowanych nikolach jako ułożone naprzemiennie jasne i ciemne linie przy zewnętrznej krawędzi przekroju. Zaobserwować je można również przy skrzyżowanych nikolach jako wyraźnie oddzielone od siebie warstewki różnych miąższości. Pakiety te mogą być najlepiej zinterpretowane jako LAGi odzwierciedlające okresowe spowolnienia tempa wzrostu. W obrębie kości korowej obserwujemy, przy nikolach skrzyżowanych, jasne włókna przebiegające faliście, mniej więcej prostopadle do periosteum. Są to włókna Sharpey’a stanowiące pozostałość po wnikających w strukturę kości ścięgnach. Kość korowa zbudowana jest głównie z kości o równolegle ułożonych włóknach kolagenu.

### *ZPAL Ab III 779-1*

Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 779-1 to żebro fitozaura z gatunku *P. agnetis* sp. nov. Podobnie jak u opisanego powyżej okazu (ZPAL Ab III 205) ogólny widok przekroju poprzecznego badanego okazu wykazuje dużą ilość kości gąbczastej w porównaniu do korteksu (**Ryc. 60A**). Kość korowa, ze względu na jej zewnętrzne umiejscowienie względem osi długiej badanego żebra, w wyniku procesów wietrzenia została zerodowana. Jej pozostałości widoczne są w nielicznych miejscach w okolicy periosteum jako niewielkiej miąższości pakiety otaczające szlif. Ich niewielka miąższość



nie jest jednak wynikiem wspomnianych powyżej procesów wietrzenia, a stosunku kości korowej do kości gąbczastej w budowie wewnętrznej żeber fitozaurów z rodzaju *Parasuchus* z Polski. Ogólnie budowa wewnętrzna opisywanego okazu została w dużym stopniu naruszona w procesie fosylizacji. Delikatne beleczki kostne są popękane a ich fragmenty uległy przemieszczeniu (**Ryc. 60B-C**). W wyniku tego nie jest widoczna pusta przestrzeń umiejscowiona centralnie na przekroju, będąca pozostałością jamy szpikowej, która uległa stopniowemu zarastaniu przez kość gąbczastą. Pustki resorpcyjne widoczne są dopiero przy krawędzi zewnętrznej szlif, w okolicach kontaktu z pozostałościami korteksu, gdzie beleczki zostały najmniej naruszone. Wszystkie pustki zostały wypełnione osadem oraz minerałami wykryształizowanymi po śmierci osobnika. Beleczki kostne zbudowane są z kości blaszkowatej, wyraźnie widocznej jako ciemne i jasne warstewki ułożone naprzemianlegle, pomiędzy którymi znajdują się silnie spłaszczone, wydłużone jamki kostne. Na niektórych fragmentach będących pozostałościami beleczek kości gąbczastej widoczne są przecinające się warstewki kości blaszkowatej, co świadczy o co najmniej dwóch generacjach procesu przebudowy Haversa. Kość korowa wykazuje obecność w jej najgłębszych partiach kości włóknisto-blaszkowatej na co wskazywać mogą owalne, nieregularne jamki kostne. Nie jest to jednak kość włóknisto-blaszkowata typowa dla wczesnych etapów rozwoju osobniczego, obserwowana np. w kościach długich fitozaurów z polskiej populacji z Krasiejowa. Jej stopień uporządkowania jest wyraźnie większy, co wskazuje na wolniejsze tempo wzrostu niż na wczesnych etapach ontogenezy. Przesuwając się w stronę periosteum widzimy stopniowe przejście do kości pseudoblaszkowatej, zaznaczone włóknami kolagenu o równoległym względem siebie ułożeniu i delikatnie spłaszczonych jamkach kostnych. Opisana sytuacja wskazuje najprawdopodobniej, iż wcześniejsze etapy rozwoju osobniczego zostały zresorbowane przez proces przebudowy Haversa i nie są obserwowane w szlifie, podobnie jak u okazu ZPAL Ab III 205. Zewnętrzne partie kości korowej, podobnie jak żebro o numerze katalogowym ZPAL Ab III 205, wykazują stratyfikację w postaci widocznych najlepiej przy skrzyżowanych nikolach (przy rozkrzyżowanych nikolach stratyfikacja również jest widoczna jednak mniej wyraźnie) pakietach kości pseudoblaszkowatej o włóknach ułożonych skośnie względem osi długiej kości.

## 10.5 OPIS SZLIFU KRĘGU

### ZPAL Ab III 790

Okaz ZPAL Ab III 790 to jeden z początkowych kręgów ogonowych młodego fitozaura. Okaz jest we względnie dobrym stanie zachowania. Ogólny przekrój poprzeczny trzonu kręgu wykazuje duży udział kości gąbczastej w budowie wewnętrznej opisywanego okazu (**Ryc. 61A**). Praktycznie całość pustek pomiędzy beleczkami kości została wypełniona osadem oraz minerałami wykrystalizowanymi w kierunku dośrodkowym po śmierci badanego osobnika. W centralnej części przekroju widoczne jest mniejsze zagęszczenie beleczek kostnych. Część z nich została zniszczona w procesie fosylizacji jednak w głównej mierze ich mniejsze zagęszczenie jest związane z jamą szpikową zlokalizowaną mniej więcej centralnie. Beleczki kostne są wynikiem procesu resorpcji i odkładania nowej kości dośrodkowo w powstałych pustkach (przebudowa Haversa). Centralne części beleczek wydają się być zbudowane ze splotowatej substancji międzykomórkowej kości, na co wskazywałyby nieregularnie ułożone włókna kolagenowe i owalne jamki kostne. Natomiast na krawędziach poszczególnych beleczek widoczne są ułożone współkształtnie do nich ciemne i jasne warstewki wskazujące na kość blaszkowatą odkładaną dośrodkowo. Na niektórych beleczkach obserwujemy przecinające się systemy warstewek kości blaszkowatej, których ułożenie nie odzwierciedla kształtu beleczki kostnej. Wskazuje to na co najmniej dwie generacje procesu przebudowy resorbujące poprzednio odłożoną kość. Kość korowa opisywanego kręgu jest niewielkiej miąższości i ogranicza się jedynie do cienkiej warstwy wokół trzonu. Obrazy przy nikolach skrzyżowanych wykazują włókna kolagenowe ułożone nieregularnie, co wskazuje na splotowatą substancję międzykomórkową kości i tym samym wyższe tempo wzrostu typowe dla młodszych ontogenetycznie osobników. Stopień unaczynienia kości korowej jest stosunkowo niewielki, co jest charakterystyczne dla osobników dorosłych. Jedynie wokół dolnej/brzuszej połowy trzonu kręgu w pobliżu krawędzi periosteum widoczne są owalne proste kanały dla naczyń krwionośnych ułożone w dwa rzędkie mniej więcej współkształtnie do kształtu kręgu (**Ryc. 61D**).

## 11. WNIOSKI Z BADAŃ OSTEOHISTOLOGICZNYCH

Przedstawiona powyżej budowa na poziomie mikrostrukturalnym różnych elementów kostnych polskiej populacji fitozaurów pozwala wyciągnąć wnioski dotyczące różnych aspektów paleobiologii tych zwierząt. Dostępne dane dostarczają nam informacji na temat wieku biologicznego osobników gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov., schematu według jakiego przebiegała ich ontogeneza, a także fizjologii oraz paleoekologii tych gadów. Poszczególne rezultaty zostaną przedyskutowane poniżej.

### *Wiek biologiczny*

Metodologia oceny wieku biologicznego kopalnych kręgowców w porównaniu do współczesnych zwierząt jest ograniczona. Zwykle skamieniałości nie dostarczają nam pełnego obrazu populacji, a osobniki, które je reprezentują, są najczęściej niekompletne. Wykluczona jest w związku z tym możliwość śledzenia w regularnych odstępach czasu poszczególnych osobników w celu stworzenia schematu zmian, jakie zachodzą podczas wzrostu organizmu i mogą wskazywać na wiek biologiczny (metodę tą stosuje się przykładowo w odniesieniu do współczesnych gadów; patrz np. GIBBONS 1976). Metodą najbardziej wiarygodną i możliwą do wykorzystania w przypadku kopalnych kręgowców jest szkieletochronologia polegająca na zliczaniu mikrostruktur odkładanych w regularnych odstępach czasu, obserwowanych w obrębie przekrojów kości (CASTANET & SMIRINA 1990, CASTANET 1994). Struktury tego typu są wyraźnie widoczne u polskiej populacji fitozaurów. Najstarszy pod względem wieku ontogenetycznego osobnik, biorąc pod uwagę rozmiary jego kości udowej oraz widoczne

mikrostruktury, to okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 241. W obrębie kości korowej tego osobnika obserwujemy wyraźne linie oddzielające strefy różnej miąższości. Linie mają charakter jaśniejszych pasów (tzw. strefa-ang. *zone*) bądź ciemnych linii (tzw. linia wstrzymanego wzrostu-ang. *line of arrested growth*-LAG) obserwowalnych zarówno przy skrzyżowanych jak i rozkrzyżowanych nikolach. Ich występowanie wykazuje pewną regularność. Od momentu pojawienia się tych linii, pakiety kości korowej odkładane pomiędzy następującymi po sobie opisywanymi strukturami stają się wyraźnie cieńsze, idąc w stronę periosteum. Tuż przy krawędzi zewnętrznej kości, grubość pakietów kości korowej znacznie spada, a LAGi ułożone są już bardzo blisko siebie. W obrębie szlifów kości omawianego osobnika występuje ok. 10 LAGów. Regularność ich występowania, stopniowy spadek grubości pakietów kości korowej pomiędzy nimi, oraz ich ściśle upakowanie przy zewnętrznej krawędzi szlifów świadczą o sezonowym, najprawdopodobniej rocznym cyklu, w jakim były odkładane (CASTANET 1994). Biorąc zatem pod uwagę ich ilość możemy stwierdzić, iż badany osobnik miał w chwili śmierci co najmniej 10 lat. Na podstawie obecności LAGów ściśle upakowanych przy zewnętrznej krawędzi kości, tworzących strukturę zbliżoną do zewnętrznej blaszki okalającej (ang. *outer circumferential layer/external fundamental system*), charakterystycznej dla dinozaurów, ptaków i ssaków, które osiągnęły dojrzałość płciową oraz rozmiary ciała dorosłego osobnika (patrz np. SANDER *et al.* 2006), możemy stwierdzić iż był to w pełni dojrzały osobnik. W przypadku gadów wzrost jest kontynuowany przez całe życie, jednak po osiągnięciu dojrzałości płciowej jego tempo drastycznie spada (skutkując obecnością ściśle upakowanych LAGów przy krawędzi kości) i może upłynąć sporo czasu zanim zwiększenie rozmiarów ciała będzie mogło być zauważone (CASTANET 1994: 176). Możemy być zatem pewni, że omawiany szlif pochodzi z kości w pełni dojrzałego osobnika. Należy również pamiętać, że obserwowane LAGi nie są zapewne wszystkimi, jakie zostały wytworzone u okazu ZPAL Ab III 241. W ciągu życia kość podlega wielokrotnemu procesowi przebudowy (co najmniej dwie generacje są widoczne w obrębie tego szlifów), który może całkowicie zatrzeć wcześniejsze linie wstrzymanego wzrostu (CASTANET & SMIRINA 1990: 193). W związku z tym badany osobnik miał zapewne więcej niż 10 lat w chwili śmierci.

W szlifach nieco młodszych osobników (okazy ZPAL Ab III 3212 i 1688), pomimo braku obecności LAGów, w obrębie kości korowej obserwujemy wyraźną cykliczność. Polega ona na występowaniu naprzemiennie ułożonych stosunkowo grubych pakietów kości włóknisto-blaszkowatej, charakterystycznej dla wyższego tempa wzrostu, oraz

kości pseudoblaszkowatej, charakterystycznej dla okresów kiedy tempo wzrostu maleje. Wspomniane naprzemienne ułożenie tych warstw również odzwierciedla cykliczność, która może mieć charakter roczny i wskazywałaby na wiek poszczególnych osobników. Potwierdza to hipotezę, iż osobnik ZPAL Ab III 241 był zapewne starszy niż 10 lat. Współczesny krokodyl różańcowy (*Crocodylus porosus*) osiąga dojrzałość płciową pomiędzy 12 (dla samic) – 16 (dla samców) rokiem życia (WEBB & MANOLIS 1989), co zgadzałoby się z przewidywanym wiekiem dla osobnika ZPAL Ab III 241 (patrz również LANCE 2003).

Metodę tę oraz wnioski, jakie na jej podstawie zostały wyciągnięte odnośnie wieku osobnika ZPAL Ab III 241, może podważyć różnorakie podłoże tworzenia się LAGów. Nie zawsze mają one charakter struktur odkładanych mniej więcej w odstępie rocznym na skutek sezonowości klimatu. Niektóre zwierzęta wytwarzają LAGi na skutek stresu środowiskowego spowodowanego nie zmianami rocznymi, a przykładowo nieregularnymi zmianami w otoczeniu, w którym żyją, jak np. susza (np. BUFFRÉNIL & CASTANET 2000, HOUSSAYE *et al.* 2008). LAGi wykazujące tego typu naturę występują u jednego z osobników w obrębie szlifu wykonanego z kości ramieniowej. Rozmiary okazu ZPAL Ab III 261 wskazują na stosunkowo dużego fitozaura, jednak przekrój kości nie wykazuje schematu występowania LAGów opisanego powyżej dla kości udowej. W przeciwieństwie do okazu ZPAL Ab III 241, obserwujemy jedynie dwa blisko siebie ułożone LAGi. Ich wykształcenie jest, można by powiedzieć, wzorcowe dla tego typu struktur. Najpierw obserwujemy tzw. strefę (ang. *zone*) odkładaną w okresie kiedy wzrost przebiegał normalnie, następnie widoczny jest jaśniejszy pierścień (ang. *annulus*) wskazujący na spowolnienie wzrostu, aż w końcu wzrost zostaje całkowicie wstrzymany na pewien okres czasu, co jest wyrażone poprzez czarną linię (LAG). Powyżej tych LAGów widoczny jest pakiet kości korowej o znacznej grubości bez jakichkolwiek linii wstrzymanego wzrostu. Wskazywać by to mogło iż LAGi w tym przypadku odzwierciedlają pewien stres środowiskowy jakiemu poddany został osobnik ZPAL Ab III 261, niekoniecznie na skutek sezonowości klimatu w cyklu rocznym. Dużej miąższości kość korowa bez żadnych LAGów, następująca po opisanych dwóch liniach wstrzymanego wzrostu, wskazuje na nieprzerwany wzrost aż do śmierci badanego osobnika. Należy również pamiętać, że porównujemy w tym przypadku szlify otrzymane z kości udowej i ramieniowej, a nie zawsze różne elementy kostne tego samego osobnika muszą wykazywać taką samą mikrostrukturę kości (np. HAYASHI *et al.* 2009).

## Schemat rozwoju osobniczego

Dostępne okazy ze stanowiska w Krasiejowie, reprezentujące osobniki różnego wieku biologicznego, stworzyły wyjątkową możliwość określenia schematu, według jakiego rósł szkielet fitozaurów z polskiej populacji.

Na wczesnych etapach ontogenezy (zaznaczyć należy, iż najmłodszy przebadany osobnik nie reprezentuje najwcześniejszego etapu ontogenezy!) obserwujemy mikrostruktury kości typowe dla wysokiego tempa wzrostu. Okaz o numerze katalogowym ZPAL Ab III 727a wykazuje dobrze unaczynioną kość korową zbudowaną przez kość włóknisto-blaszkowatą o nieregularnej strukturze, co wskazuje na stosunkowo szybki proces jej odkładania. Jest to typowe dla młodych osobników wszystkich zwierząt kręgowych, których wzrost przebiega bardzo szybko. Przy zewnętrznej krawędzi szlifu widoczne są nie w pełni utworzone kanały dla naczyń krwionośnych, które unaczyniały szybko rosnące ścianki kości. Widoczna jest u tego osobnika również tzw. linia rewersji, polegająca na odwróceniu procesu depozycji kości do wewnątrz. Kość gąbczasta, która występuje w okolicy tej linii jest ściśnięta i możemy ją określić jako nie w pełni skompresowaną kość gąbczastą, świadczącą iż w trakcie wzrostu kości na długość następowało przemieszczanie pewnych partii jej ścianek z rejonu przynasady w stronę środka trzonu (CHINSAMY 1995). Należy również zwrócić uwagę na stosunkowo duże rozmiary jamy szpikowej w porównaniu do grubości ścianek kości. Biorąc pod uwagę rozmiary okazu ZPAL Ab III 727a może stwierdzić, iż nie był on najmłodszym osobnikiem w populacji. W związku z tym, fakt obecności w jego kości udowej kości włóknisto-blaszkowatej świadczy o utrzymywaniu się wysokiego tempa wzrostu nie tylko w niedługim czasie po wylęgu. Jeśliby przyjąć definicję wczesnego etapu ontogenezy jako okresu o wysokim tempie wzrostu danego osobnika występującym przed osiągnięciem dojrzałości płciowej, zaproponowaną przez TUMARKIN-DERATZIAN (2007), wtedy obecność kości włóknisto-blaszkowatej u okazu ZPAL Ab III 727a byłaby zgodna z danymi dotyczącymi aligatora amerykańskiego (*Alligator mississippiensis*). Osobniki *A. mississippiensis* w wieku 4-6 lat wykazują wysokie tempo wzrostu i tym samym ich organizmy wytwarzają kość włóknisto-blaszkowatą, która może nawet pojawiać się u dużych okazów (TUMARKIN-DERATZIAN 2007: 343).

W miarę dojrzewania stopniowo spada tempo wzrostu, co jest wyrażone przez zmniejszenie stopnia unaczynienia kości korowej (stopień unaczynienia kości korowej

ma bezpośredni związek z tempem jej wzrostu; patrz CHINSAMY 1993). Widoczne jest to w obrębie szlifów kości udowej niewiele większego osobnika o numerze 1xb. Jego kość korowa nie jest już tak nieregularnie zbudowana jak u ZPAL Ab III 727a. Wykazuje większy stopień uporządkowania przy rozkrzyżowanych nikolach, pomimo tego iż nadal zbudowana jest w głównej mierze z kości włóknisto-blaszkowatej. W najgłębszych partiach kości korowej obserwujemy kość blaszkowatą, wskazującą iż następuje zatrzymanie wzrostu jamy szpikowej (STEEL 2008), która nadal jest stosunkowo duża w porównaniu do ścianek kości. Na uwagę zasługuje również fakt, iż w obrębie szlifów po raz pierwszy pojawia się kość pseudoblaszkowata o mniej więcej równolegle ułożonych włóknach kolagenu, wskazująca na wyraźne obniżenie tempa wzrostu i początek oscylacyjnych zmian wspomnianych w podrozdziale *Wiek biologiczny*. Okazy ZPAL Ab III 727a i 3212, nieznacznie różniące się rozmiarami, a wykazujące odmienną budowę osteohistologiczną, oznaczają nam punkt na krzywej wzrostu polskiej populacji fitozaurów, kiedy następował spadek tempa wzrostu i zatrzymanie rozwoju jamy szpikowej.

U jeszcze bardziej dojrzałego osobnika, reprezentowanego przez okaz o numerze ZPAL Ab III 1688, tempo wzrostu jest już wyraźnie mniejsze w stosunku do okazów omówionych powyżej. Kość korowa jest dość słabo unaczyniona i można ją określić jako zbitą. Przy skrzyżowanych nikolach wyraźnie obserwujemy wahania tempa wzrostu, wyrażone naprzemiennie odkładanymi pakietami kości włóknisto-blaszkowatej i pseudoblaszkowatej. Na skutek zatrzymania wzrostu jamy szpikowej ogólny wygląd szlifów pokazuje, iż jest ona już relatywnie mniejsza w stosunku do grubości ścianek kości udowej. Na brzegach tej jamy, w najgłębszych partiach szlifów pojawiają się jeszcze stosunkowo nieliczne pustki resorpcyjne. Świadczą one o uruchomieniu procesu przebudowy kości (tzw. przebudowa Haversa) skutkującego pozbywaniem się mikrostruktur odłożonych na wczesnych etapach rozwoju osobniczego i odkładaniem nowej tkanki kostnej.

Najstarszy osobnik, reprezentowany przez okaz o numerze ZPAL Ab III 241 opisany w podrozdziale *Wiek biologiczny*, wykazuje już bardzo zaawansowany proces przebudowy. Pustki resorpcyjne są liczne i zajmują sporą część szlifów. W obrębie beleczek kostnych powstałej kości gąbczastej możemy dostrzec wcześniejsze generacje tego procesu, co świadczy o tym, iż przebiegał on wielokrotnie na późnych etapach ontogenezy. Kość korowa tego osobnika jest już prawie wyłącznie zbudowana z kości pseudoblaszkowatej wskazującej na niskie tempo wzrostu. Dodatkowo pojawiają się

LAGi informujące o większej zależności bardziej dojrzałych osobników od sezonowości klimatu. Linie wstrzymanego wzrostu przy krawędzi zewnętrznej szlifu są ściśle upakowane, co świadczy o drastycznym spadku przyrostu kości po osiągnięciu rozmiarów ciała dorosłych osobników oraz pełnej dojrzałości płciowej. Wzrost jest mimo to kontynuowany przez całe życie, w przeciwieństwie do ptaków bądź ssaków. Jest on jednak niezbyt duży, o czym świadczą niewielkiej grubości pakiety kości korowej przy krawędzi zewnętrznej kości.

## *Fizjologia*

Badania przeprowadzone przez RICQLÈS *et al.* (2003, 2008) pokazują, że niskie tempo wzrostu nie musiało być plezjomorficzną cechą w ewolucji gadów i stanowić punktu wyjściowego dla wysokiego tempa wzrostu zwierząt endotermicznych. W związku z powyższym, ważne jest sprawdzenie pod tym kątem wszystkich grup gadów kopalnych celem stworzenia jak najpełniejszego obrazu ewolucji fizjologii w obrębie Reptilia.

Jak wynika z powyższych podrozdziałów, na wczesnych etapach ontogenezy dominuje nieregularnie odłożona kość włókniisto-blaszkowata o silnym unaczynieniu, typowa dla bardzo młodych osobników. Następnie tempo wzrostu spada i kość włókniisto-blaszkowata nie jest już tak nieregularna i silnie unaczyniona jak np. u gadów ssakokształtnych (np. RAY *et al.* 2004). Na późniejszych etapach rozwoju osobniczego, w obrębie kości korowej dominuje kość pseudoblaszkowata o włóknach kolagenu ułożonych równolegle (większe uporządkowanie mikrostruktury świadczy o dłuższym czasie ich odkładania na skutek wolniejszego tempa wzrostu) i stosunkowo niewielkim unaczynieniem. Najstarszy przebadany osobnik wykazuje w obrębie kości udowej LAGi wskazujące na sezonowe (najprawdopodobniej coroczne) okresy wstrzymania przyrostu kości. Jest to wynik zależności od zmian zachodzących w środowisku, w jakim żyły polskie fitozaurowe. Dodatkowo obserwujemy wzrost kontynuujący się przez całe życie, nawet po osiągnięciu pełnej dojrzałości płciowej oraz rozmiarów ciała charakterystycznych dla dorosłego osobnika. Przesłanki te świadczą o typowo gadzim metabolizmie (np. BENNETT & DAWSON 1976).



## Paleoekologia

Badania mikrostruktury kości mają również duże znaczenie dla interpretacji paleoekologii wymarłych zwierząt. Obserwacje konkretnych mikrostruktur i wykształcania się ich w trakcie rozwoju osobniczego są w stanie pomóc w odpowiedzi na pytanie w jakim środowisku żyło dane zwierzę i jaką niszę ekologiczną w nim zajmowało. Wiadomo, że przekroje kości zwierząt latających, lądowych bądź lądowo-wodnych i wodnych różnią się (DAMIANI 2000: fig. 1). Porównując ogólnie przekroje kości fitozaurów do wymienionych grup ekologicznych zwierząt, oraz biorąc pod uwagę budowę ich ciała zbliżoną do współczesnych krokodyli i środowisko w jakim żyły, należy zaklasyfikować je jako zwierzęta wodno-lądowe (patrz również szereg ontogenetyczny przekrojów kości udowych aligatora amerykańskiego (*Alligator mississippiensis*) w LEE 2004: fig. 4).

Najważniejsze cechy, na które należy zwrócić uwagę w przypadku próby odgadnięcia paleoekologii wymarłych zwierząt, to proporcje wielkości jamy szpikowej do grubości ścianek kości oraz stopień zbitości kości korowej i udział kości gąbczastej w obrębie szlifu. Jak pokazują szlify wykonane z kości najmłodszych przebadanych pod względem osteohistologicznym osobników, kość blaszkowata wskazująca na zatrzymanie się rozwoju jamy szpikowej pojawia zaraz po osiągnięciu rozmiarów ciała zmniejszających ryzyko stania się potencjalną ofiarą innych drapieżników. Młode osobniki nie wykazują również procesu przebudowy kości, objawiającego się obecnością pustek resorpcyjnych. Kość korowa stopniowo przechodzi od mocno unaczynionej na wczesnych etapach ontogenezy do zbitej o słabym unaczynieniu na późniejszych etapach aż do obecności dużej ilości pustek resorpcyjnych u najstarszych osobników. Połączenie tych faktów w jeden obraz zmian ontogenetycznych polskich fitozaurów przynosi na myśl rozwój osobniczy i modyfikacje w obrębie szkieletu, jakie zachodziły u plezjozaurów (Sauropterygia: Plesiosauria). Do momentu opublikowania przez WIFFEN'a et al. (1995) pracy dotyczącej kredowych Elasmosauridae i Pliosauridae z Nowej Zelandii, takie przystosowania funkcjonalne jak zwiększenie gęstości kości w wyniku zwiększenia grubości ścianek i niewielkiego stopnia unaczynienia (osteoskleroza, ang. *osteosclerosis*) czy zmniejszenie gęstości kości polegające na silnej resorpcji tkanki kostnej (osteoporoza, ang. *osteoporosis* – stan ten nie ma w tym przypadku znaczenia negatywnego, a jest przystosowaniem funkcjonalnym) były opisywane zwykle dla różnych taksonów zajmujących konkretne nisze ekologiczne w środowisku wodnym.

Badania WIFFEN'a *et al.* (1995) pokazały, że młode osobniki tego samego gatunku mogą zajmować inne partie zbiornika, a tym samym inne nisze ekologiczne w porównaniu do osobników dorosłych. Młode plezjozaury zasiedlały przybrzeżne, lagunowe środowiska, czyli wody płytkie. Ze względu na niezbyt dużą masę ciała i konieczność utrzymania wyporności, ich kości miały zwiększoną gęstość. Osobniki starsze, zasiedlające bardziej otwartomorskie środowisko, szybko pływające i manewrujące w wodzie podczas pościgu za ofiarą, posiadały ze względu na dużą masę ciała lżejszy szkielet. Być może podobnie było z fitozaurami. Młode osobniki skupiać się mogły blisko linii brzegowej jeziorzyska późnotriasowego w Krasiejowie. Pierwszym etapem rozwoju było jak najszybsze zwiększenie rozmiarów ciała gwarantujące wykluczenie ich z grupy potencjalnych ofiar innych drapieżników. Po osiągnięciu odpowiedniej długości ciała (zapewne ~1,5m), ze względu na mniejszą masę ciała w stosunku do dorosłych, młodsze fitozaurowy potrzebowały masywniejszych kości do utrzymania się w toni wodnej. Dorosłe osobniki natomiast przenosiły się w bardziej oddalone od brzegu partie zbiornika. Stawały się wtedy zapewne wytrawnymi drapieżnikami nabierającymi doświadczenia przy pogoni za ofiarą, do czego przydatny był lżejszy szkielet ułatwiający manewrowanie. Należy jednak pamiętać, że mikrostruktura kości polskiego gatunku rodzaju *Parasuchus* nie jest dokładnie taka sama jak u plezjozaurów (u przebadanych fitozaurów nie występuje np. tzw. pachyostoza, ang. *pachyostosis* – zwiększenie grubości kości z jednoczesnym zmniejszeniem, nawet do zera jamy szpikowej), gdyż te pierwsze były zwierzętami prowadzącymi wodno-lądowy tryb życia. Niemniej jednak podobny schemat przystosowania do zajmowanej niszy ekologicznej występuje również u mozazaurów (Squamata: Mosasauroidae), waleni (Placentalia: Cetacea) i innych czworonogów wodnych bądź wodno-lądowych (SHELDON 1997, TAYLOR 2000, GRAY *et al.* 2007).

## 12. PODSUMOWANIE

Celem tej pracy było przebadanie szkieletów osobników należących do polskiej populacji fitozaurów z późnotriasowego stanowiska w Krasiejowie (Śląsk Opolski) z perspektywy mikrostruktury kości oraz ogólnej budowy anatomicznej. Przeprowadzone analizy są ważne dla badaczy zajmujących się fitozaurami, jak również archozaurami ogólnie oraz fauną kręgowców triasu z kilku powodów. Po pierwsze, takson zaliczony do Phytosauria (Parasuchia), odkryty przed kilkoma laty w Polsce, jest jedną z najbardziej bazalnych obecnie form w obrębie tego kladu. Rodzaj *Parasuchus* stanowi najprawdopodobniej punkt wyjściowy dla późniejszych zaawansowanych grup. Biorąc pod uwagę spore niejasności dotyczące pokrewieństw filogenetycznych wewnątrz Phytosauria oraz parafiletyczność taksonu *Paleorhinus*, ważne jest jak najlepsze poznanie poszczególnych rodzajów i gatunków do nich zaliczanych, w tym samego rodzaju *Parasuchus*.

Po drugie, materiał kopalny z Polski jest wyjątkowy gdyż reprezentuje kilka osobników należących do tej samej populacji. Skamieniałości dotyczą nie tylko czaszek ale również materiału pozaczaszkowego, który nie jest zwykle znajdowany w większych nagromadzeniach, jeśli chodzi o fitozaurowie. Najważniejszym jest jednak fakt, iż materiał ten pochodzi od osobników będących na różnym stopniu ontogenezy. Pozwoliło to stworzyć obraz zmian zachodzących w trakcie rozwoju osobniczego, co nie było do tej pory możliwe ze względu na niewystarczający materiał kopalny. Jak pokazują wyniki badań, niektóre z cech używane do wydzielania taksonów mogą być kontrolowane ontogenetycznie, przez co nie można ich stosować w taksonomii tej grupy.

Po trzecie, po raz pierwszy możliwe stało się przeprowadzenie stosunkowo szerokiej (obejmującej różne elementy szkieletu pochodzące od osobników różnego

wieku osobniczego) analizy osteohistologicznej. Badania mikrostruktury kości pozwoliły znacząco uzupełnić obraz zmian ontogenetycznych polskiego gatunku rodzaju *Parasuchus*, dostarczając danych na temat wieku poszczególnych osobników, schematu według którego rósł ich szkielet oraz paleoekologii bazalnych fitozaurów najprawdopodobniej zmiennej w ciągu rozwoju osobniczego.

Początek prac z materiałem kopalnym z Polski dotyczył próby określenia, jaki gatunek zamieszkiwał rejon Krasiejowa ponad 200 mln lat temu, w okresie późnego triasu. Na podstawie porównań szczątków ze Śląska Opolskiego z taksonami zarówno z Europy jak i Ameryki Północnej oraz Indii stwierdzono, iż takson obecny w osadach późnego triasu Opolszczyzny jest pośredni pomiędzy północnoamerykańskim *P. bransoni* a indyjskim *P. hislopi* i jest najprawdopodobniej blisko spokrewniony z *P. angustifrons* z Niemiec. W związku z powyższym materiał kopalny z Polski zaliczono do nowego gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov.

Dalsza część badań została podzielona na dwa etapy: pomiary okazów mające na celu pokazanie zmian allometrycznych zachodzących w ciągu rozwoju osobniczego, i przebadanie szlifów wykonanych z kilku elementów kostnych osobników na różnym etapie ontogenezy. Wyniki analizy allometrycznej pokazały stopniowe wysklepianie się główki kości udowej w trakcie jej wzrostu oraz zmianę morfologii jej powierzchni. Co najważniejsze, udało się określić schemat, według którego rosły czaszki osobników polskiej populacji gatunku *P. agnetis* (**Ryc. 62**). Przedstawia się on następująco:

- zarówno na wczesnych, pośrednich jak i zaawansowanych etapach ontogenezy proporcje długości rostrum do długości odcinka zanosowego czaszki są mniej więcej takie same i wynoszą ok. 1:1 (tym samym możliwe jest rekonstruowanie długości niekompletnych czaszek pozbawionych albo rostrum albo części zanosowej)
- w trakcie ontogenezy zwiększa się nieznacznie szerokość rostrum, przez co staje się ono masywniejsze
- powierzchnia zewnętrzna rostrum na późnych etapach ontogenezy podlega zmianom, na skutek których pysk staje się pokryty nieregularnymi naroślami, mogącymi mieć znaczenie dla dymorfizmu płciowego (zmianom tego typu zapewne podlegały tylko niektóre osobniki, najprawdopodobniej samce)
- kości przedszczękowe ulegają zrostowi dopiero na późnym etapie ontogenezy

- wyraźnie zmienia się szerokość czaszki na wysokości tylnych krańców zagłębień przedczołowych oraz kości kwadratowych w wyniku rozbudowania na boki kości szczękowych oraz potylicznej części czaszki
- oczodoły w miarę dojrzewania niewiele zwiększają swoje rozmiary, stając się w rezultacie relatywnie mniejsze w porównaniu do całkowitej długości czaszki

Badania osteohistologiczne również dostarczyły interesujących rezultatów:

- na wczesnych etapach ontogenezy fitozaurów z Polski, podobnie jak inne młode kręgowce, charakteryzował szybki wzrost wyrażony poprzez obecność kości włóknisto-blaszkowatej,
- wysokie tempo wzrostu utrzymuje się jeszcze przez pewien czas po okresie wylęgu, podobnie jak u aligatora amerykańskiego
- kolejnym etapem jest obniżenie tempa wzrostu (etap ten oznaczają nam dwie kości niewiele różniące się rozmiarami, a wykazujące inną budowę mikrostrukturalną) charakteryzujące się stopniowo coraz większym udziałem kości pseudoblaszkowatej
- obniżenie tempa wzrostu ma charakter oscylacyjnego odkładania naprzemiennych pakietów kości włóknisto-blaszkowatej i pseudoblaszkowatej
- wraz z wyraźnym zmniejszeniem tempa wzrostu zatrzymuje się rozbudowywanie jamy szpikowej, charakteryzujące się pojawieniem kości blaszkowatej na jej obrzeżeniu
- na późnych etapach ontogenezy, w obrębie mikrostruktury kości pojawiają się linie wstrzymanego wzrostu (LAGi)
- odległość pomiędzy sąsiadującymi LAGami, w miarę przesuwania się do krawędzi periosteum maleje, aż w końcu zmniejsza się drastycznie tworząc strukturę przypominającą zewnętrzną blaszkę okalającą
- punkt drastycznego spadku odległości między LAGami określa osiągnięcie dojrzałości płciowej
- najstarszy osobnik z polskiej populacji fitozaurów przebadany osteohistologicznie miał co najmniej 10 lat (najprawdopodobniej więcej), co w połączeniu z obecnością LAGów oraz „zewnętrznej blaszki okalającej” jest zgodne z okresem, kiedy osiągają dojrzałość płciową współczesne krokodyle

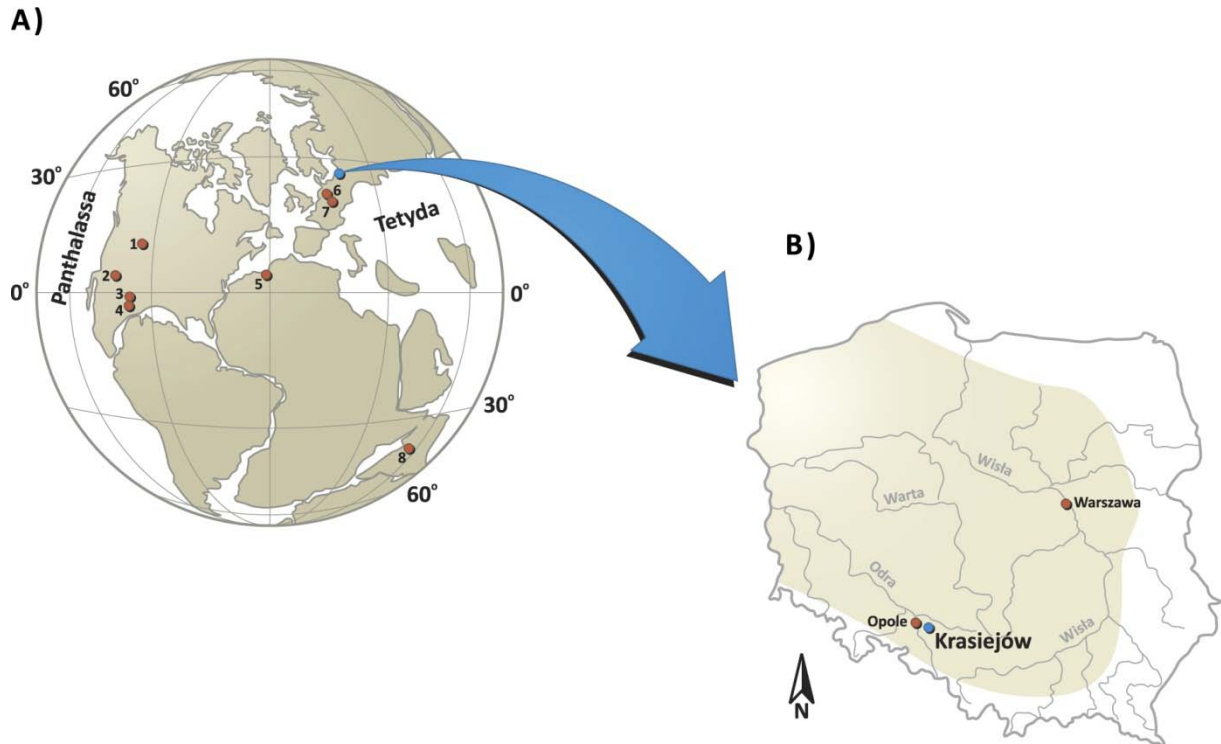
- grubość kości korowej u młodych osobników jest relatywnie mniejsza w porównaniu do rozmiarów jamy szpikowej, proporcje te po pojawieniu się kości blaszkowatej w najgłębszych partiach szlifów odwracają się
- u starszych osobników uruchomiony zostaje również proces przebudowy kości, wyniku którego tworzą się pustki resorpcyjne
- młode osobniki rodzaju *Parasuchus* z Polski wykazują budowę mikrostrukturalną kości, którą można opisać jako „osteosklerozę” (zbita kość korowa o niewielkim unaczynieniu), co może wskazywać iż zasiedlały one obszary zbiornika blisko jego linii brzegowej
- starsze osobniki mają dużą ilość kości gąbczastej, co przypomina osteoporozę o znaczeniu funkcjonalnym, wskazującą że mogły zasiedlać partie zbiornika bardziej oddalone od brzegu

Otrzymane wyniki należy traktować jako podstawę do przyszłych badań fitozaurów ze stanowiska w Krasiejowie. Nowy, bardziej kompletny materiał dotyczący tej grupy na pewno pozwoli uzupełnić obraz ontogenezy stworzony w tej pracy oraz zweryfikować poglądy zaproponowane w rezultacie przeprowadzonych badań. Powyższe rezultaty mogą również pomóc przy badaniu innych taksonów należących do Phytosauria, co przyczynić się może do klaryfikacji wzajemnych pokrewieństw w obrębie tej grupy oraz implikacji dotyczących np. biostratygrafii.

## **13. RYCINY, TABELE I WYKRESY**

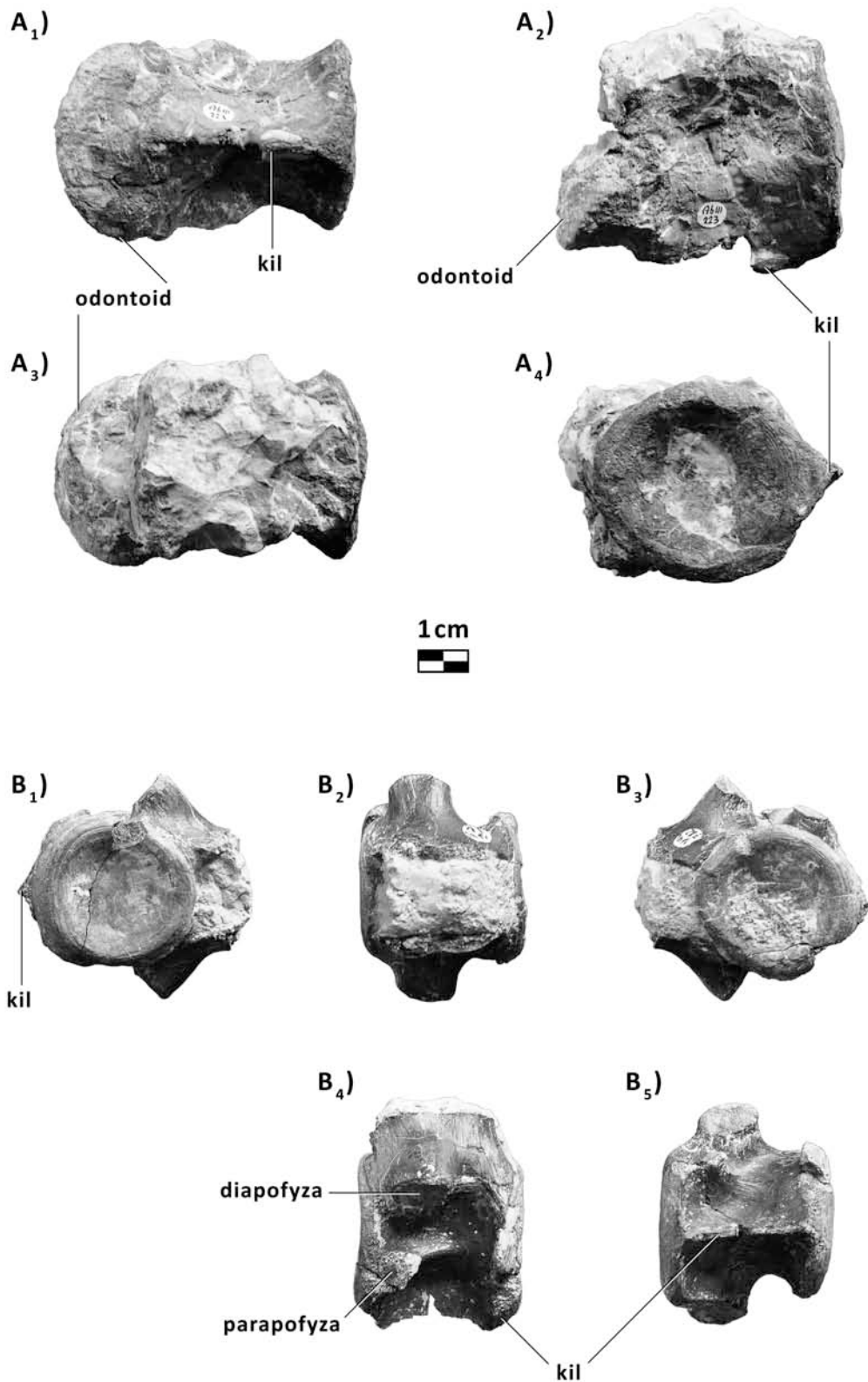






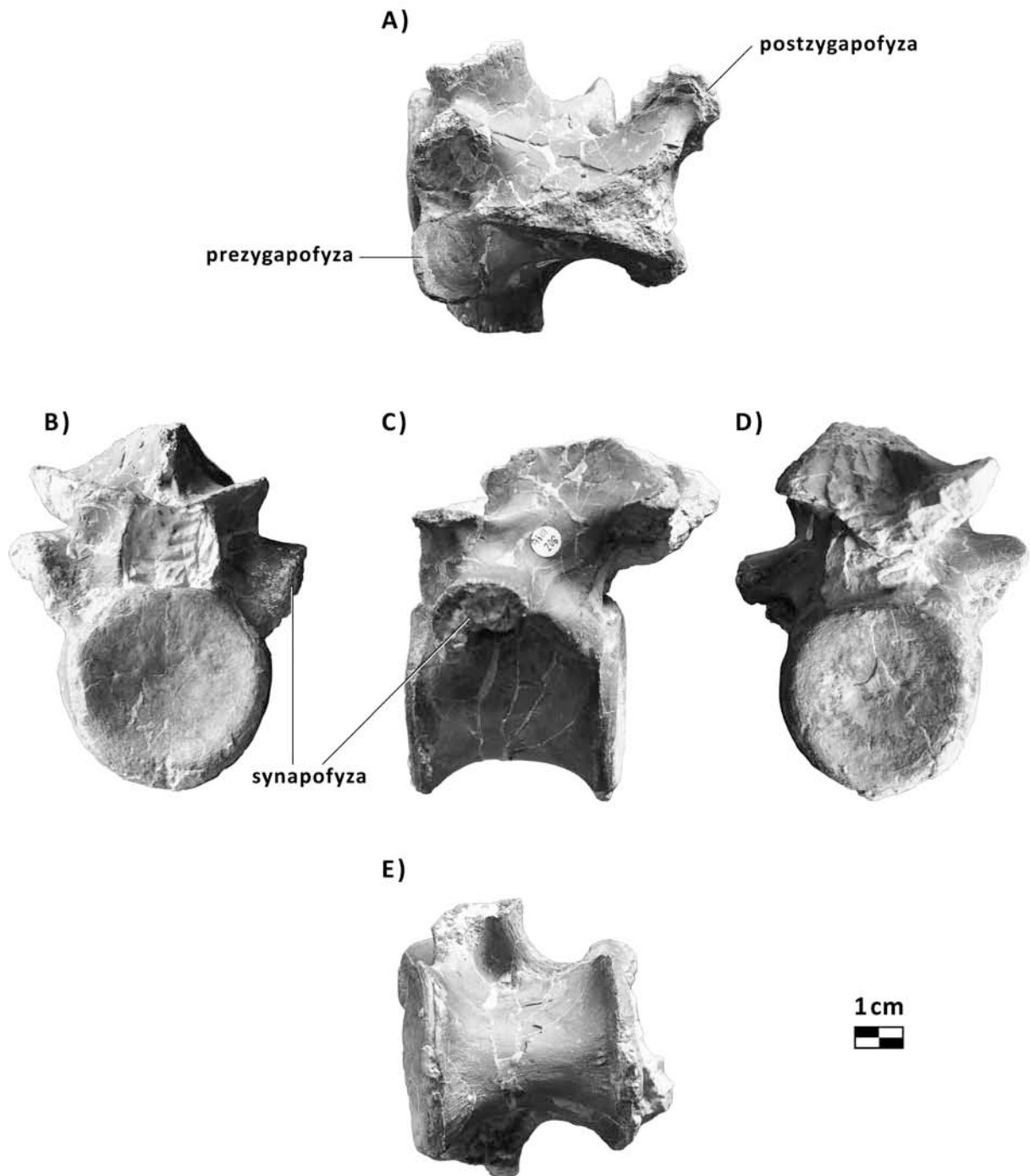
**Ryc. 1. A)** późnotriasowe stanowiska ze szczątkami bazalnych fitozaurów przedstawione na kontynencie Pangei (wg HUNT & LUCAS 1991); **1**-formacja Popo Agie, **2**-formacja Chinle, **3**-formacja Tecovas, **4**-formacja Dockum, **5**-formacja Argana, **6**-formacja Blasensandstein, **7**-warstwy z Opponitz, **8**-formacje Maleri i Tiki; **B)** lokalizacja stanowiska w Krasiejowie zaznaczona na obszarze obecnego terytorium Polski wraz z zasięgiem Basenu Germańskiego w karniku (późny trias; wg FEIST-BURKHARDT et al. 2008).





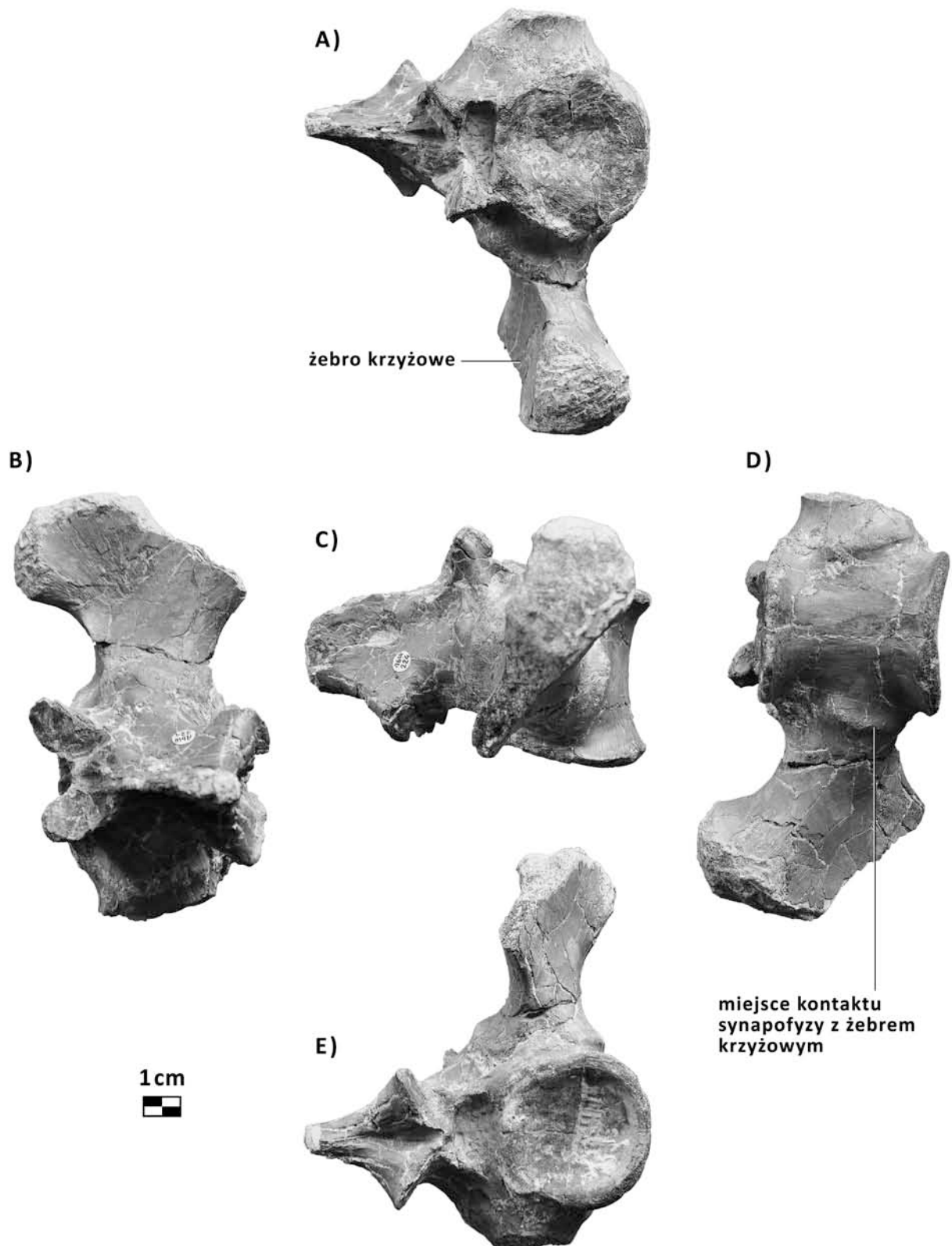
**Ryc. 2.** Kręgi szyjne fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Kręg obrotnik (ZPAL Ab III 223) w widoku A<sub>1</sub>) od strony brzusznej, A<sub>2</sub>) z boku, A<sub>3</sub>) od strony grzbietowej, A<sub>4</sub>) od strony tylnej powierzchni stawowej. Prawdopodobnie trzeci kręg szyjny (ZPAL Ab III 782) w widoku B<sub>1</sub>) od strony przedniej powierzchni stawowej, B<sub>2</sub>) od strony grzbietowej, B<sub>3</sub>) od strony tylnej powierzchni stawowej, B<sub>4</sub>) od strony bocznej, B<sub>5</sub>) od strony brzusznej.





**Ryc. 3.** Kręg grzbietowy (ZPAL Ab III 206) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony grzbietowej, **B)** od strony przedniej powierzchni stawowej, **C)** od strony bocznej, **D)** od strony tylnej powierzchni stawowej, **E)** od strony brzusznej.

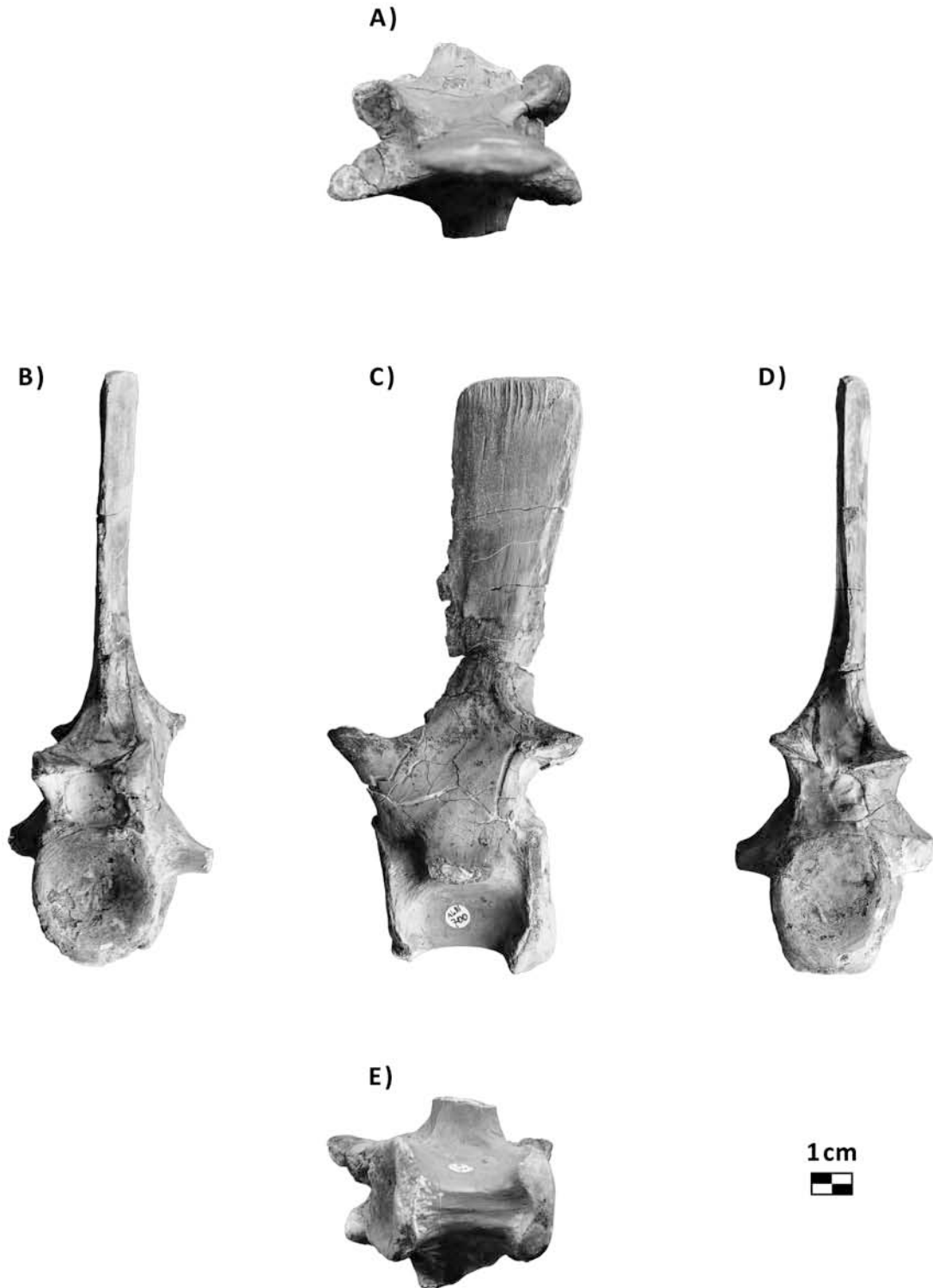




**Ryc. 4.** Kręg krzyżowy (ZPAL Ab III 224) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony przedniej powierzchni stawowej, **B)** od strony grzbietowej, **C)** od strony bocznej, **D)** od strony brzusznej, **E)** od strony tylnej powierzchni stawowej.

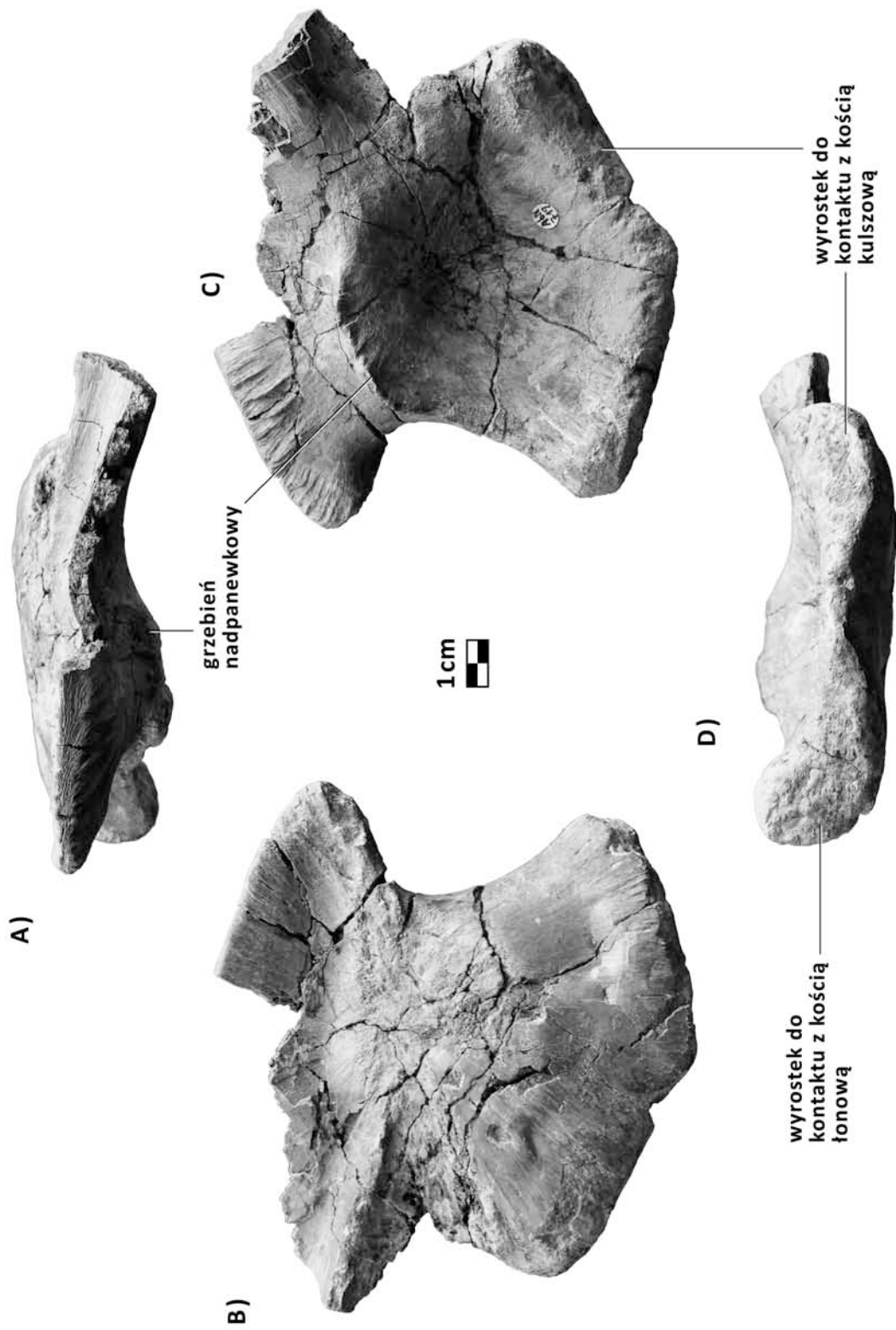






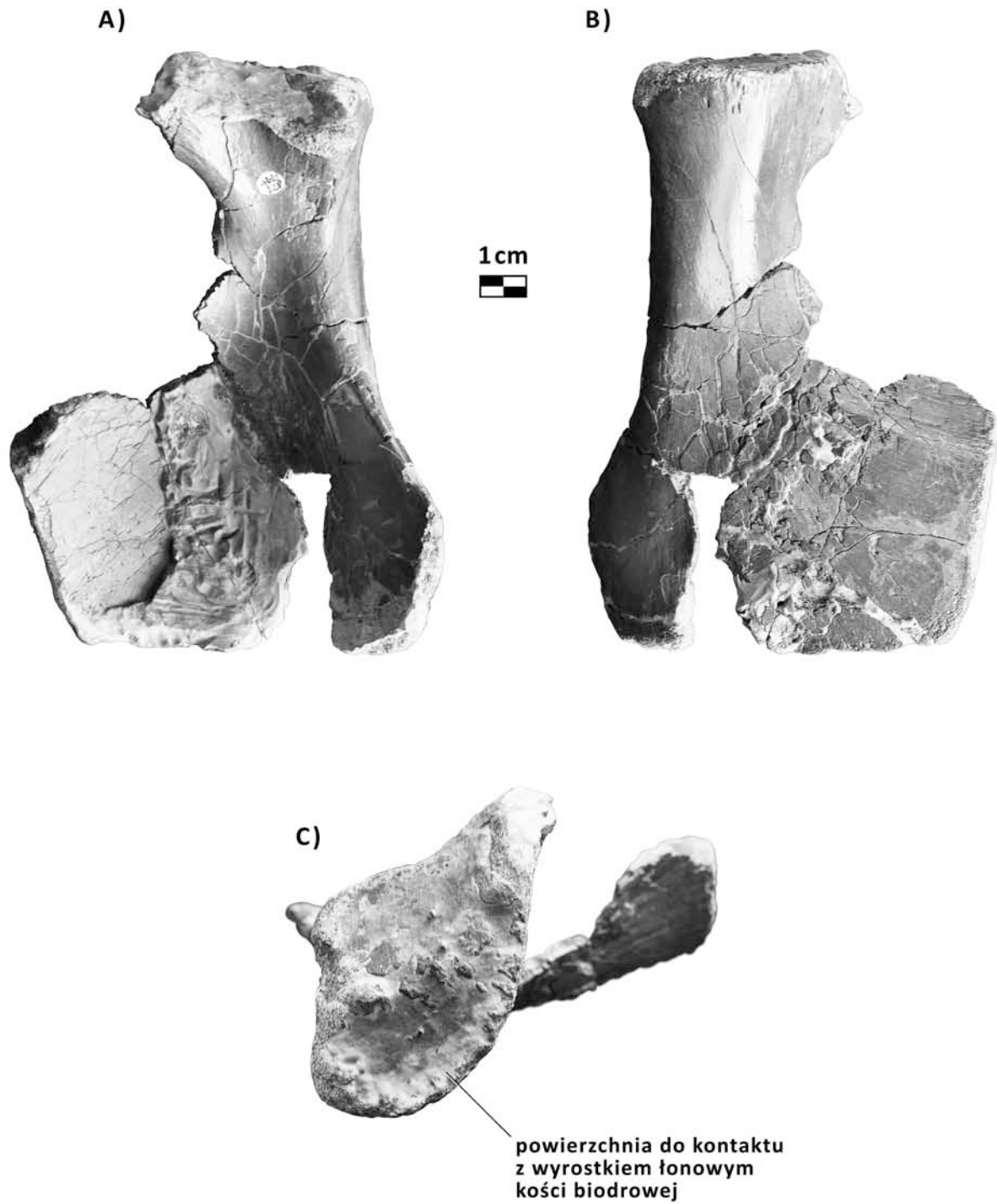
**Ryc. 5.** Kręg ogonowy (ZPAL Ab III 700) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony grzbietowej, **B)** od strony przedniej powierzchni stawowej, **C)** od strony bocznej, **D)** od strony tylnej powierzchni stawowej, **E)** od strony brzusznej.





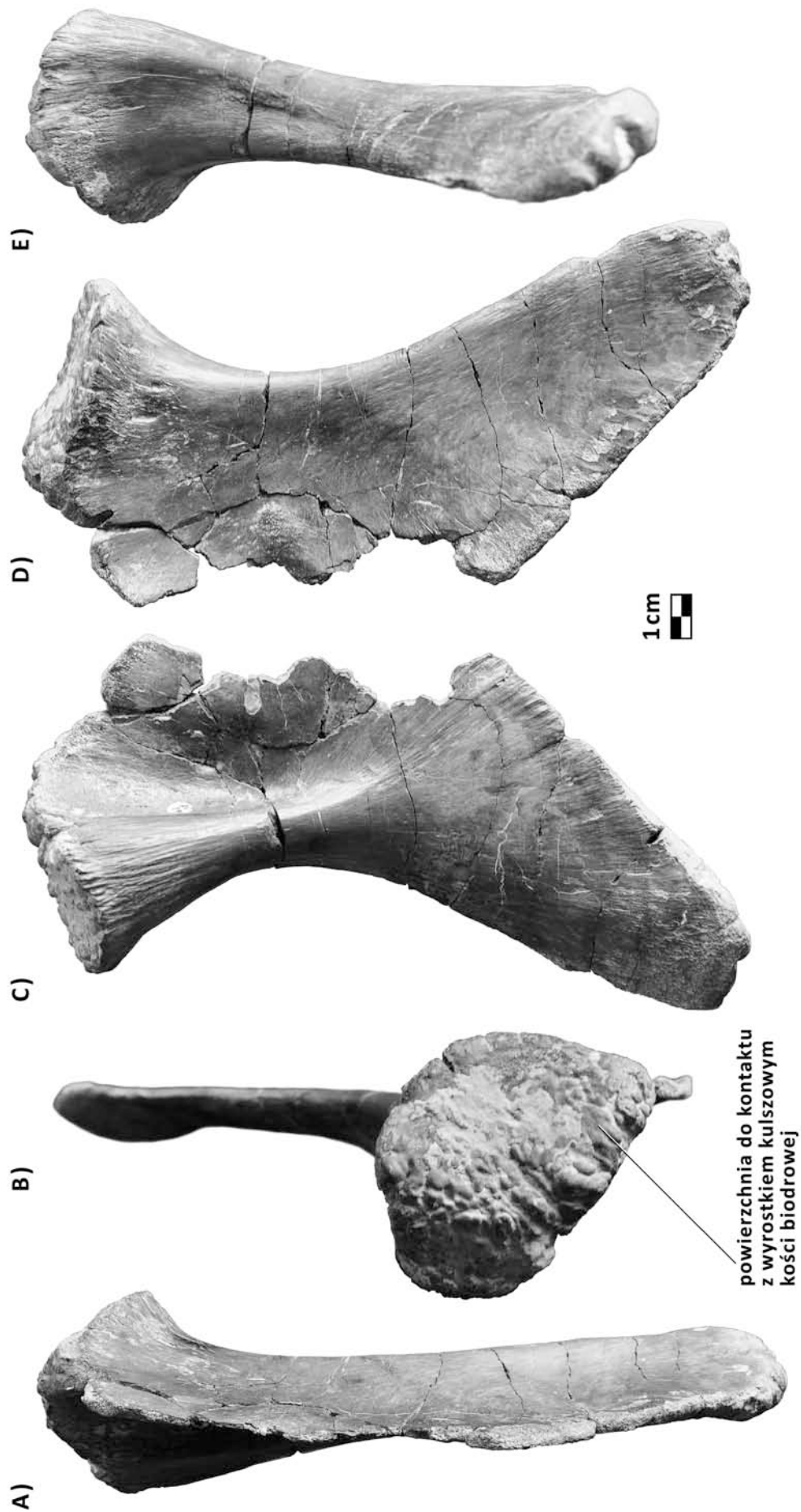
**Ryc. 6.** Kość biodrowa (ZPAL Ab III 719) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony grzbietowej, **B)** od strony przysródkowej, **C)** od strony bocznej, **D)** od strony brzusznej.





**Ryc. 7.** Prawa kość łonowa (ZPAL Ab III 728) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony przyśrodkowej, **B)** z boku, **C)** od strony grzbietowej.

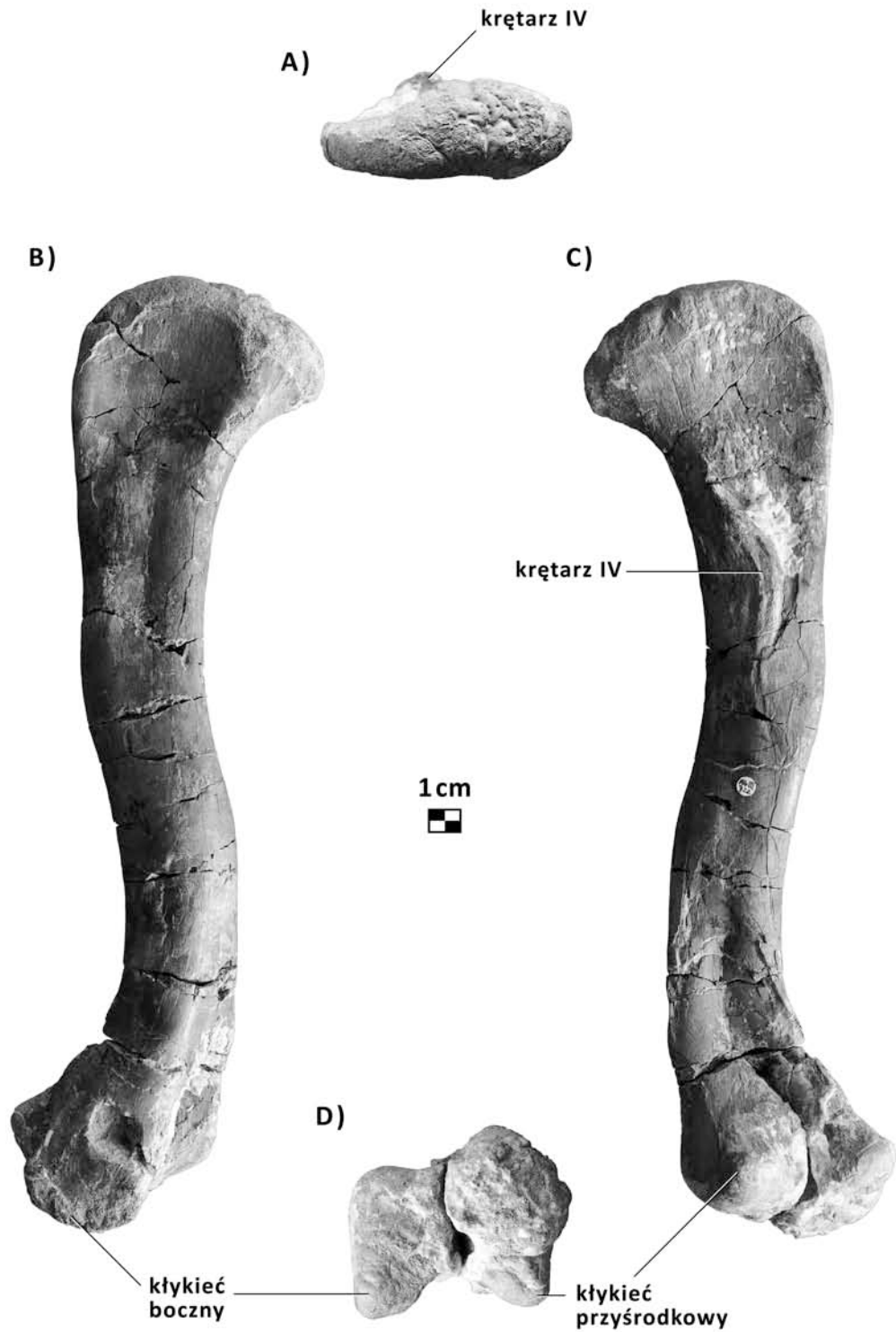




**Ryc. 8.** Prawa kość kulszowa (ZPAL Ab III 738) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony przedniej, **B)** od strony grzbietowej, **C)** z boku, **D)** od strony przysirodkowej, **E)** od strony tylnej.

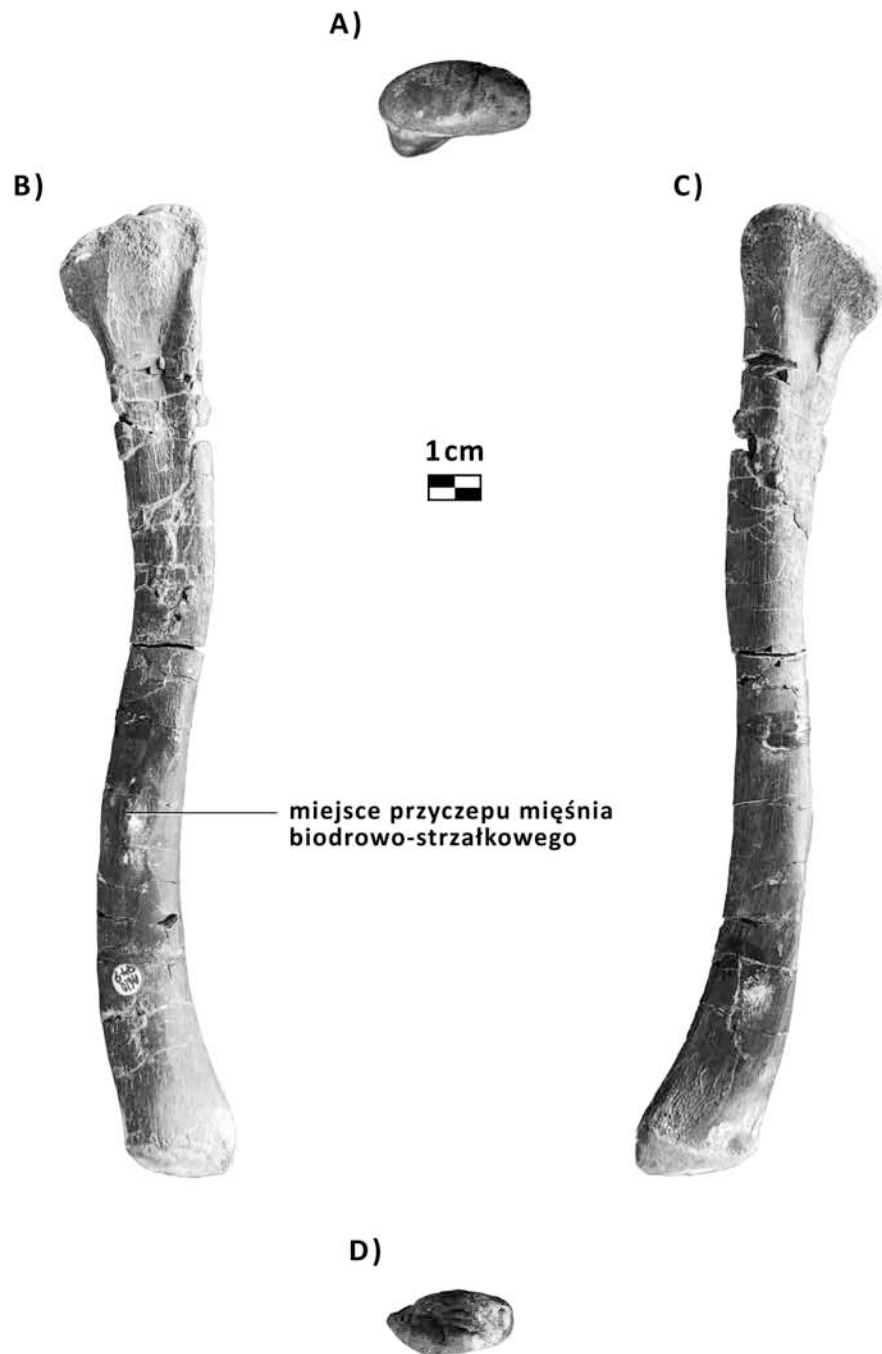






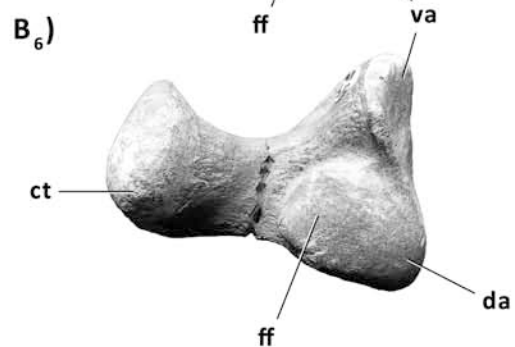
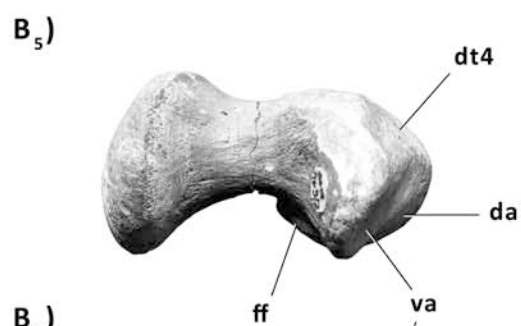
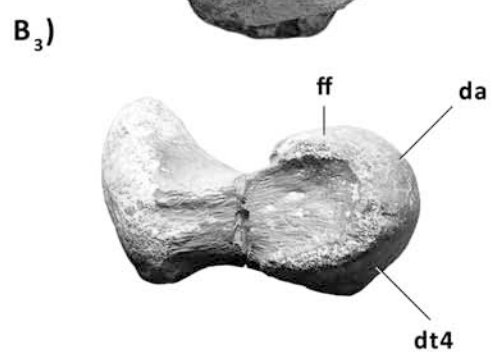
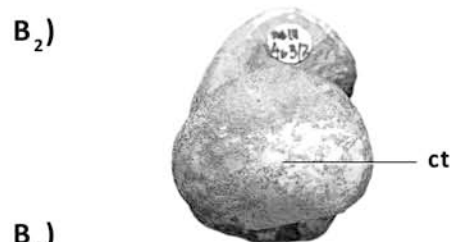
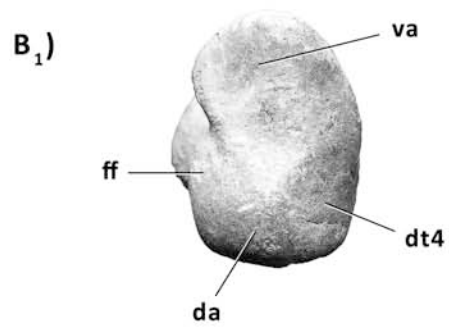
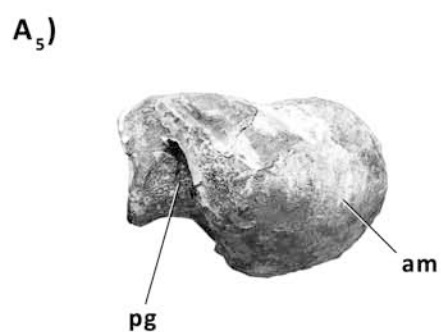
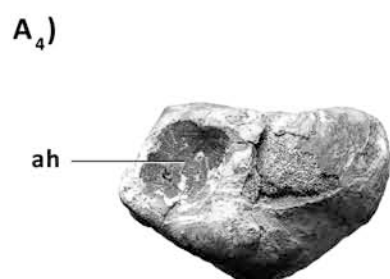
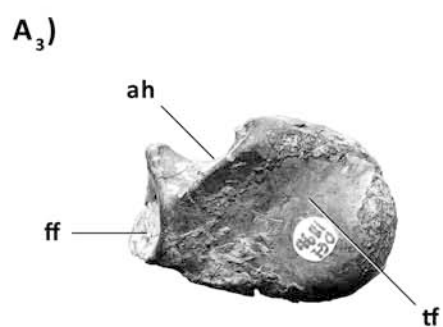
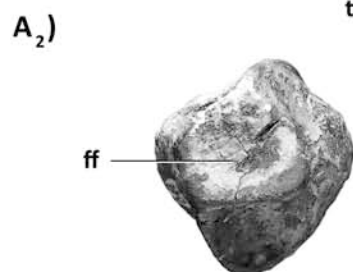
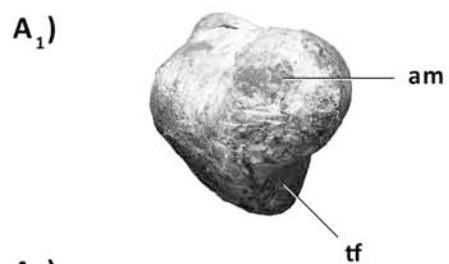
**Ryc. 9.** Prawa kość udowa (ZPAL Ab III 722) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony nasady bliższej, **B)** od strony przedniej, **C)** od strony tylnej, **D)** od strony nasady dalszej.



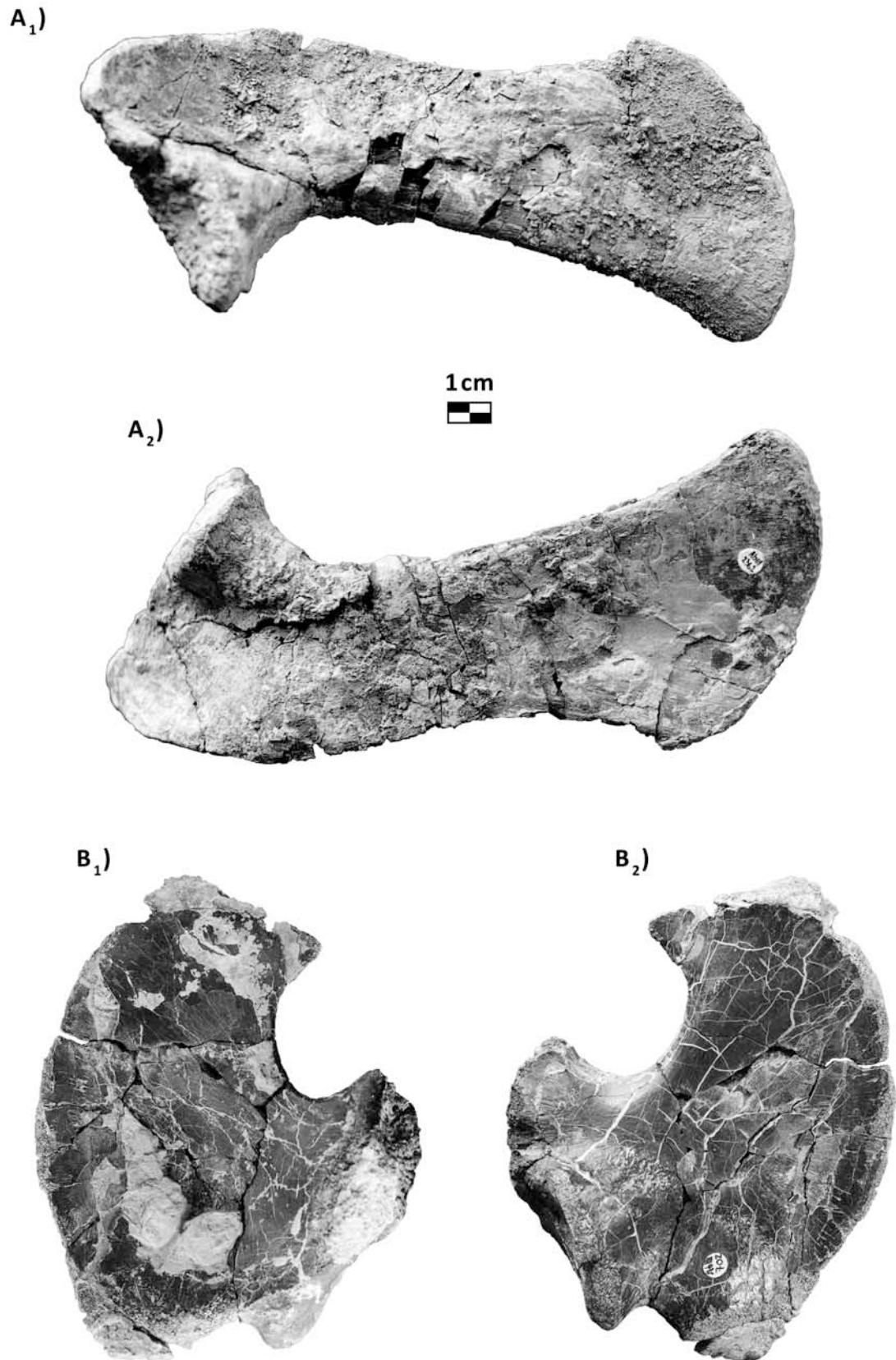


**Ryc. 10.** Prawa kość strzałkowa (ZPAL Ab III 749) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony nasady bliższej, **B)** od strony przyśrodkowej, **C)** z boku, **D)** od strony nasady dalszej.

**Ryc. 11 (na następnej stronie).** Kości stępu fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Prawa kość skokowa (ZPAL Ab III 730) w widoku od strony **A<sub>1</sub>**) kontaktu z kośćmi śródstopia, **A<sub>2</sub>**) kontaktu z kością strzałkową, **A<sub>3</sub>**) grzbietowej, **A<sub>4</sub>**) przedniej, **A<sub>5</sub>**) brzusznej, **A<sub>6</sub>**) tylnej. Prawa kość piętowa (ZPAL Ab III 463/2) w widoku od strony **B<sub>1</sub>**) kontaktu z kością skokową, **B<sub>2</sub>**) guza piętowego, **B<sub>3</sub>**) bocznej, **B<sub>4</sub>**) brzusznej, **B<sub>5</sub>**) bocznej, **B<sub>6</sub>**) grzbietowej. Objasnienia (za SERENO 1991: fig.3 & fig.6): **ah**-zagłębienie przednie, **am**-powierzchnia do kontaktu z I-szą i II-gą kością śródstopia, **ct**-guz piętowy, **da**-grzbietowa powierzchnia stawowa, **dt4**-powierzchnia do kontaktu z IV-tą kością stępu, **ff**-powierzchnia do kontaktu z kością strzałkową, **tf**-powierzchnia do kontaktu z kością piszczelową, **pg**-bruzda tylna, **va**-brzuszna powierzchnia stawowa.



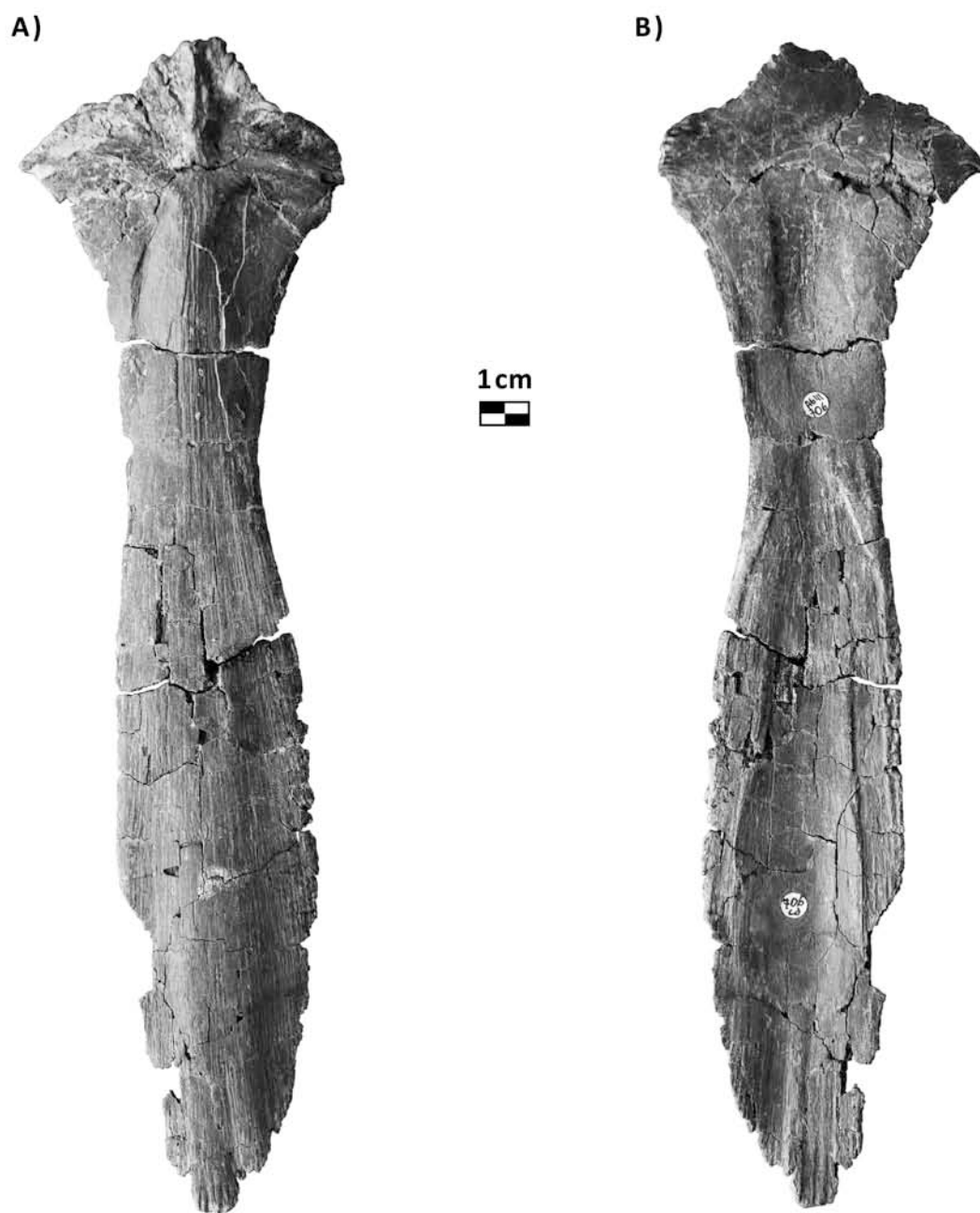




**Ryc. 12.** Kości pasa barkowego fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Prawa łopatka (ZPAL Ab III 2362) w widoku **A<sub>1</sub>)** od strony przyśrodkowej, **A<sub>2</sub>)** z boku. Prawa kość krucza (ZPAL Ab III 702) w widoku **B<sub>1</sub>)** od strony przyśrodkowej, **B<sub>2</sub>)** z boku.

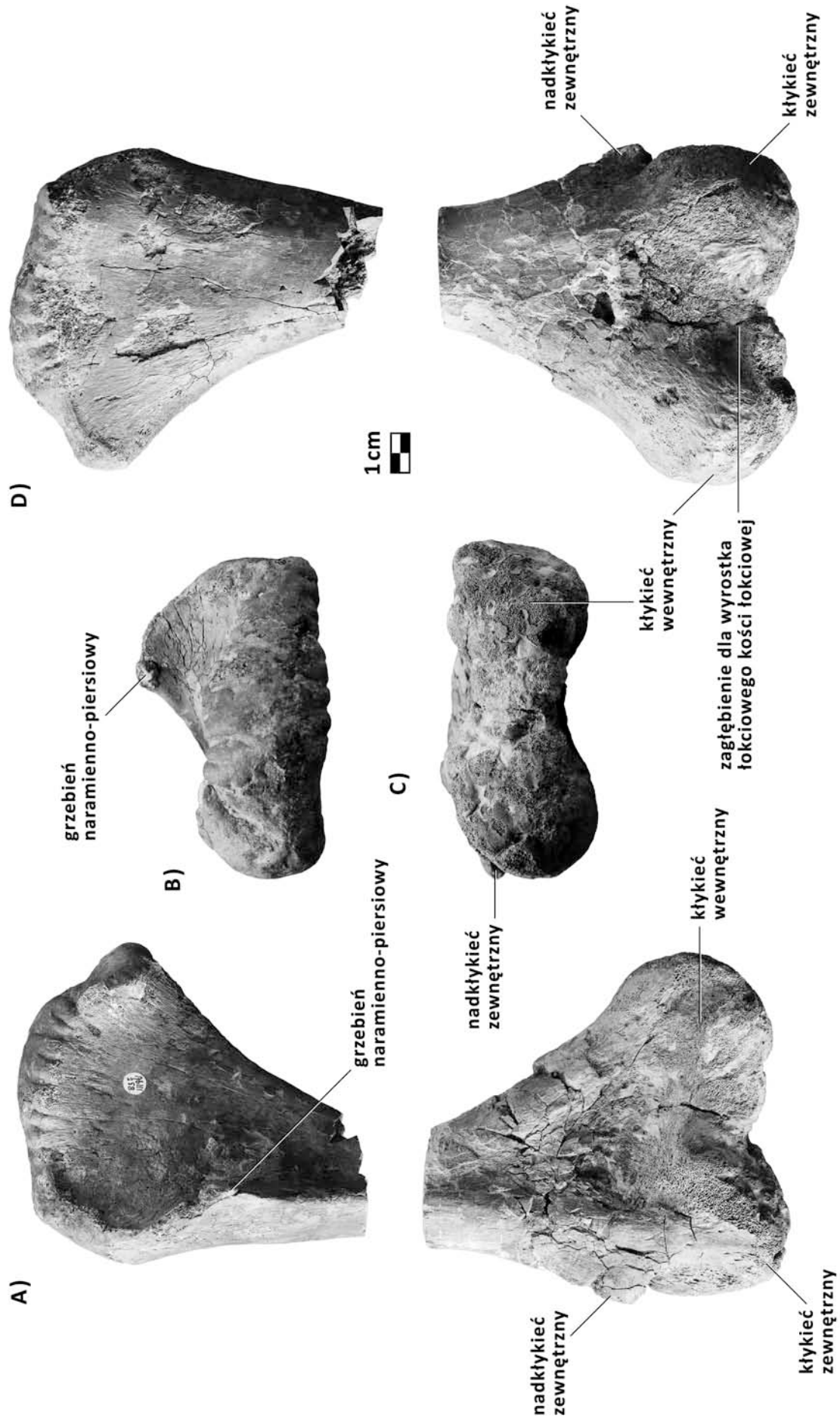






**Ryc. 13.** Międzyobojczyk (ZPAL Ab III 706) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony zewnętrznej **B)** od strony wewnętrznej.





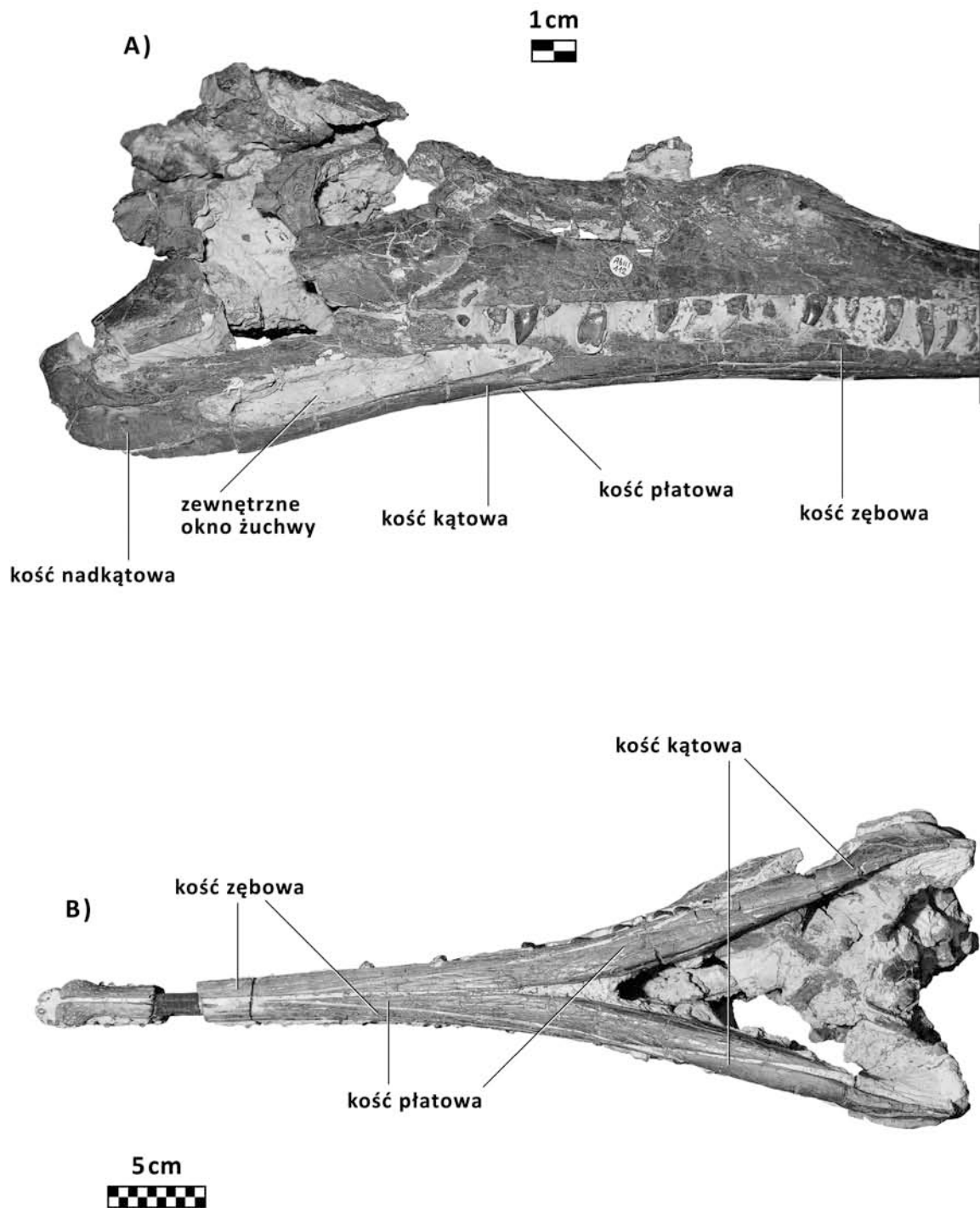
**Ryc. 14.** Kość ramieniowa (ZPAL Ab III 158) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony przodnej (bez trzonu) **B)** od strony przynasady bliższej, **C)** od strony przynasady dalszej, **D)** od strony tylnej (bez trzonu).





**Ryc. 15.** Kość promieniowa (ZPAL Ab III 737) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony przynasady bliższej **B)** od strony przedniej, **C)** od strony tylnej, **D)** od strony przyśrodkowej, **E)** od strony przynasady dalszej.

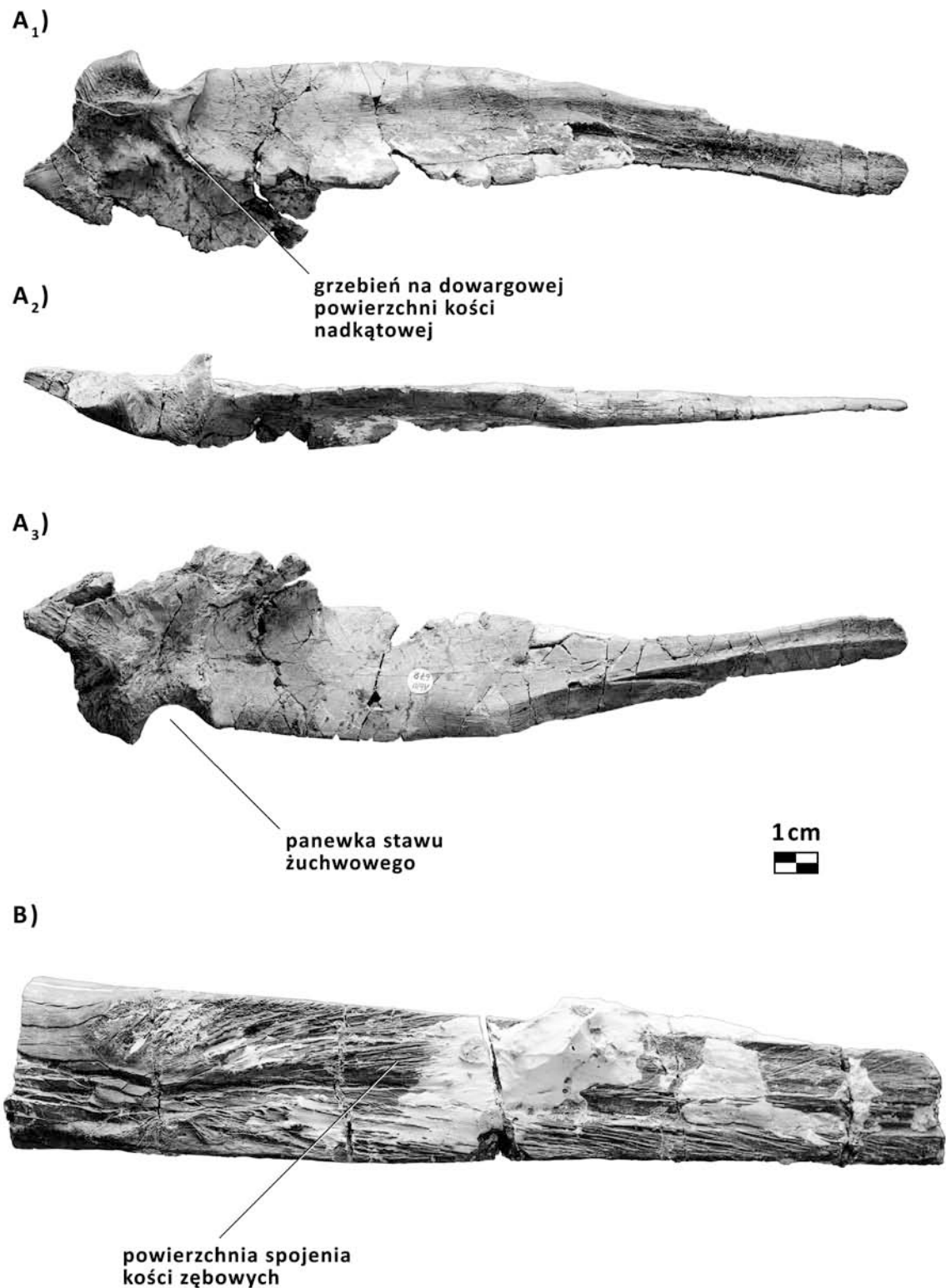




**Ryc. 16.** Czaszka najmłodszego, pod względem ontogenetycznym (ZPAL Ab III 112), fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** z boku **B)** od strony brzusznej.

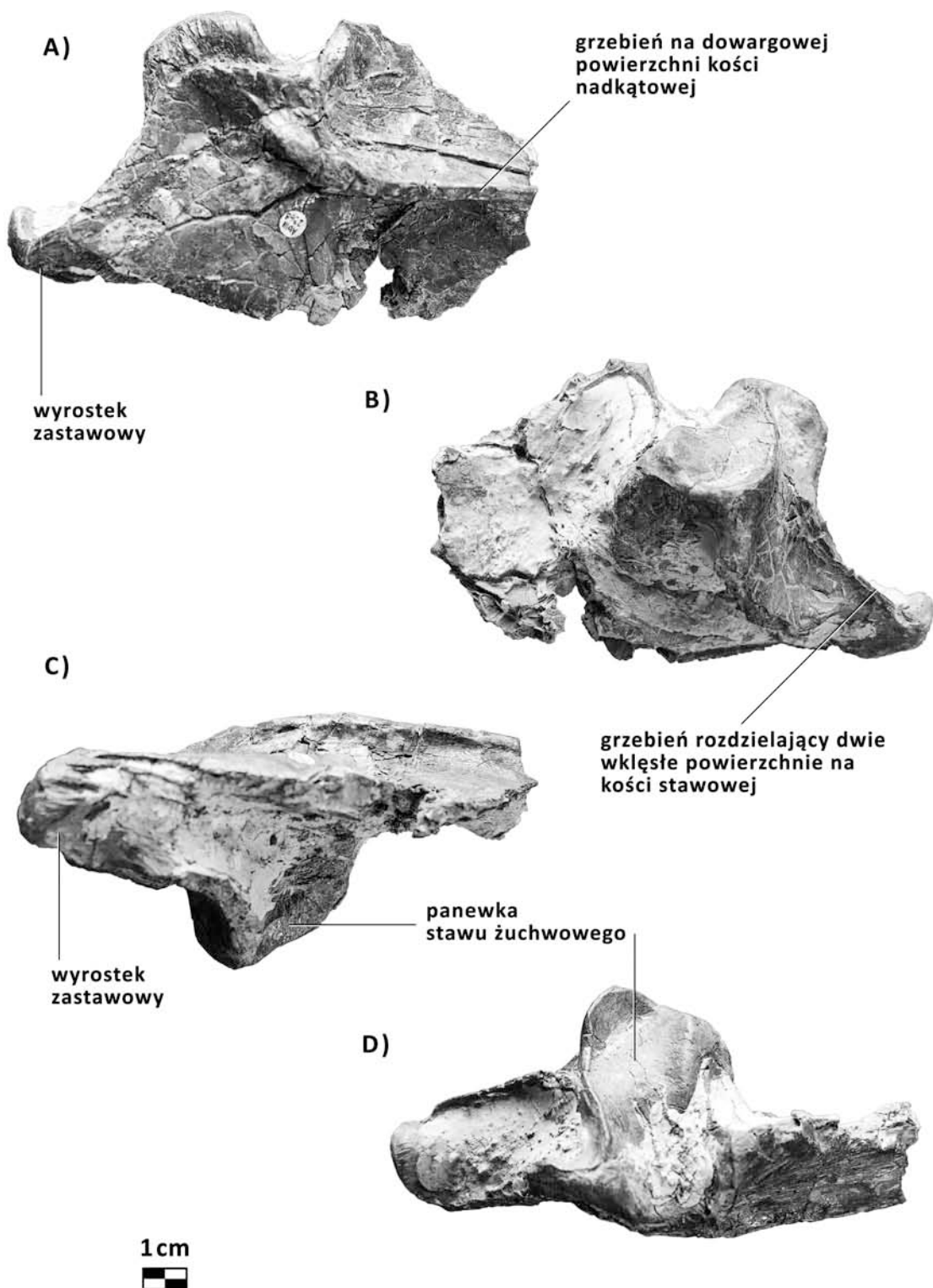






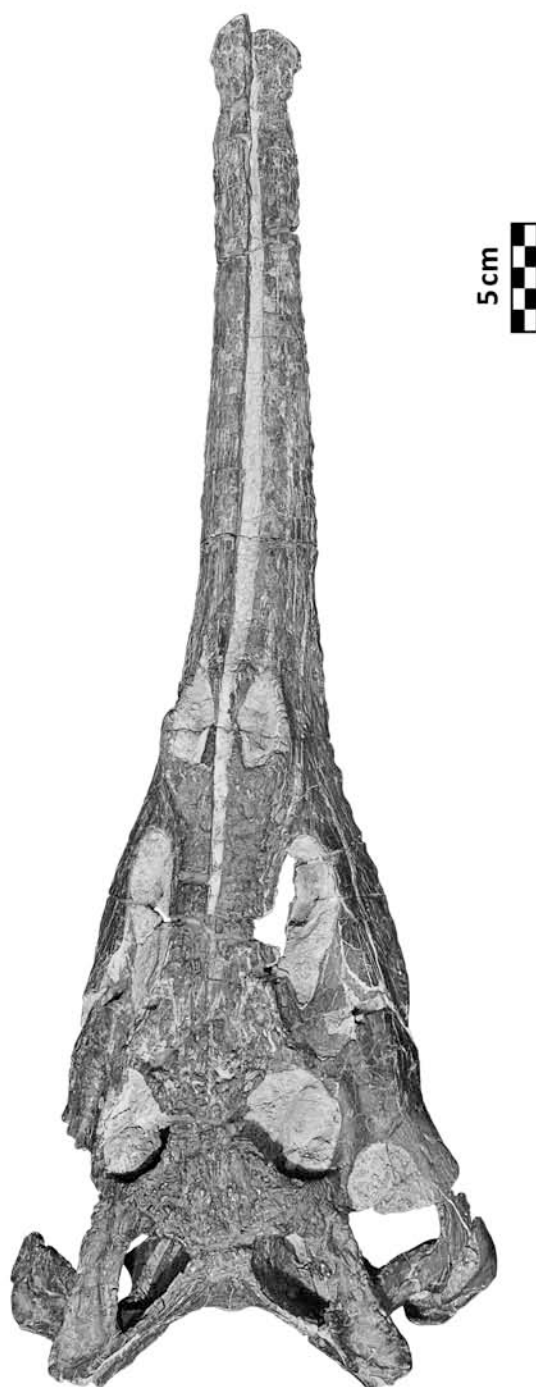
**Ryc. 17.** Prawa kość nadkątowa (ZPAL Ab III 678) i lewa kość żębową (MOO 217) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa, w widoku **A<sub>1</sub>)** od strony dowargowej **A<sub>2</sub>)** od strony grzbietowej, **A<sub>3</sub>)** od strony dojęzykowej, **B)** od strony przyśrodkowej.





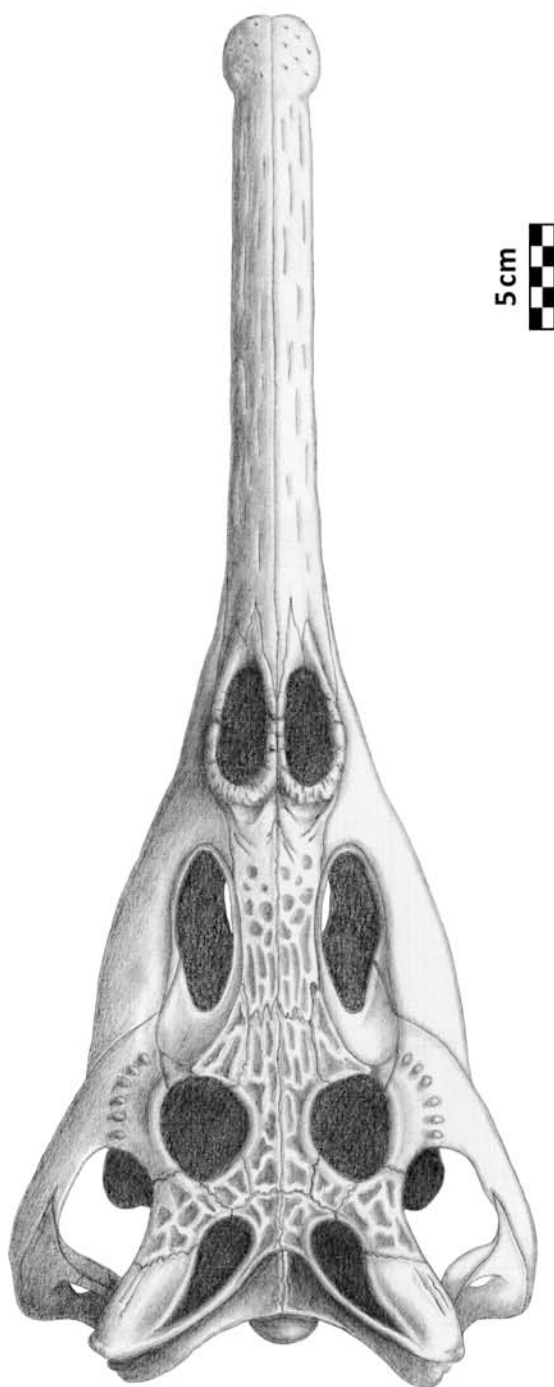
**Ryc. 18.** Prawa kość nadkątowa i stawowa (ZPAL Ab III 2368) fitozaura *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok **A)** od strony policzkowej **B)** od strony dojęzykowej, **C)** od strony brzusznej, **D)** od strony grzbietowej.





**Ryc. 19.** ZPAL Ab III 200 - okaz holotypowy gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony grzbietowej. Zdjęcie R.J. Butler.

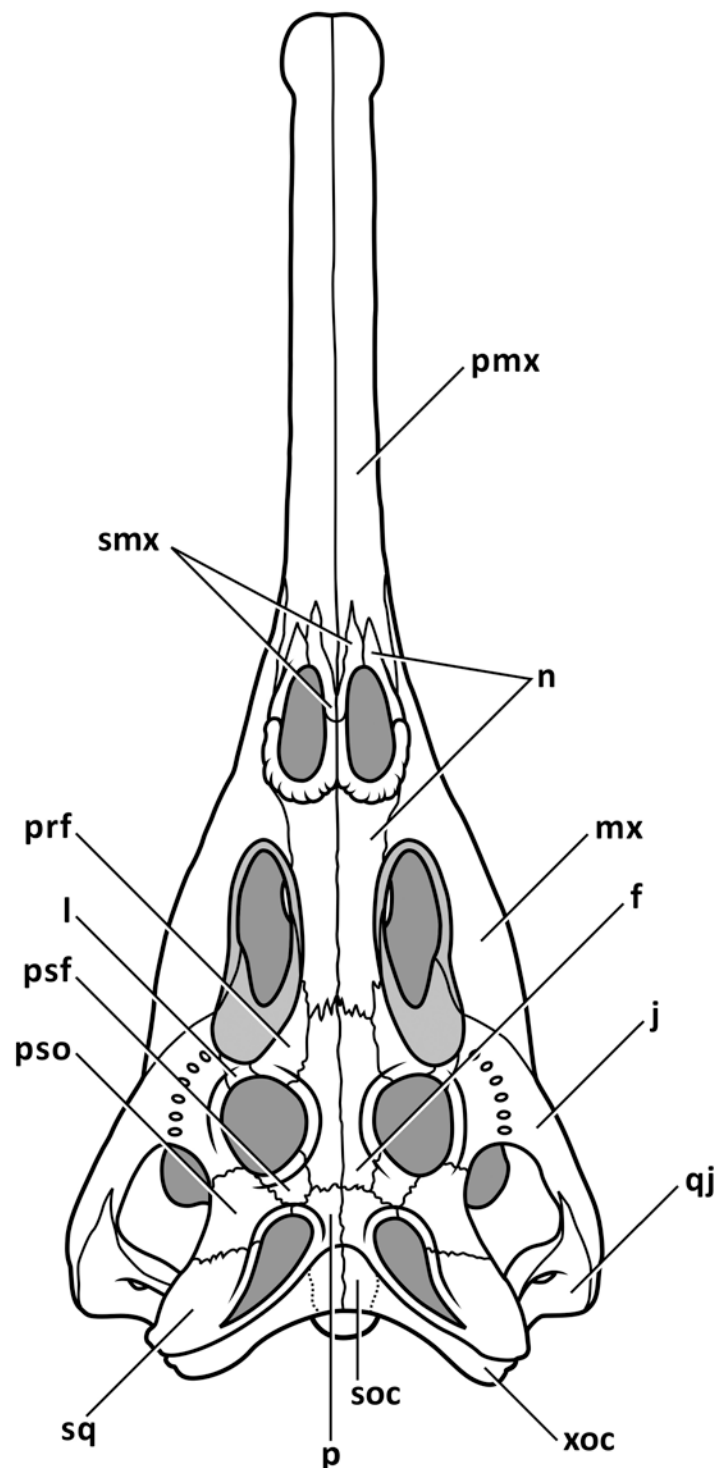




**Ryc. 20.** Rekonstrukcja holotypowej czaszki gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony grzbietowej (głównie na podstawie okazu ZPAL Ab III 200).







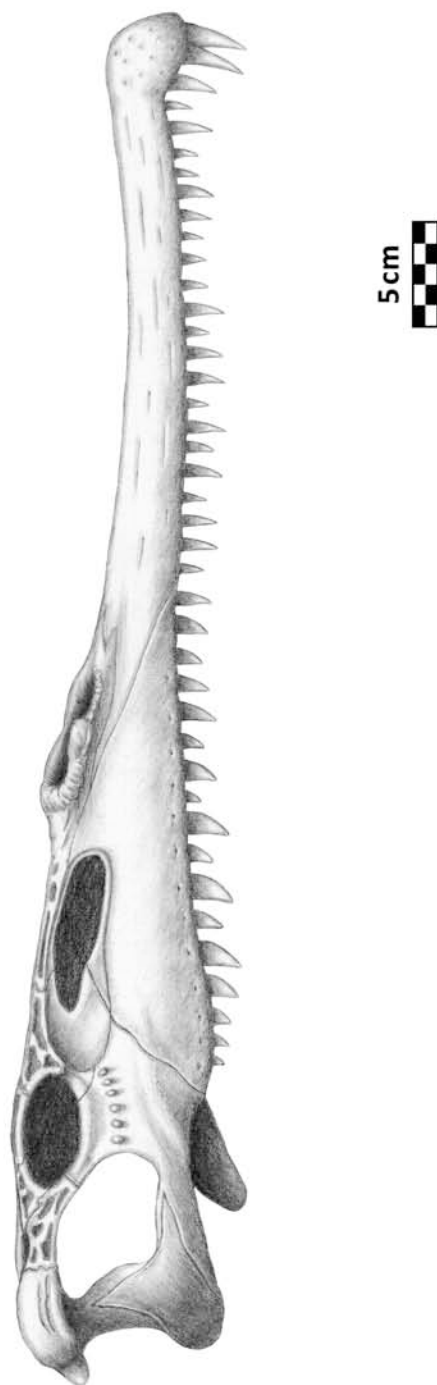
**Ryc. 21.** Przebieg szwów wraz z zaznaczonymi poszczególnymi kośćmi holotypowej czaszki gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony grzbietowej. Objasnienia: **f**-k.czołowa, **j**-k.jarzmowa, **l**-k.łzowa, **mx**-k.szczękowa, **n**-k.nosowa, **p**-k.ciemieniowa, **prf**-k.przedczołowa, **psf**-k.zaczółowa, **pso**-k.zaoczodołowa, **qj**-k.kwadratowo-jarzmowa, **smx**-k.przegrodowo-szczękowa, **soc**-k.nadpotyliczna, **sq**-k.łuskowa, **xoc**-k.zewnętrzno-potyliczna.





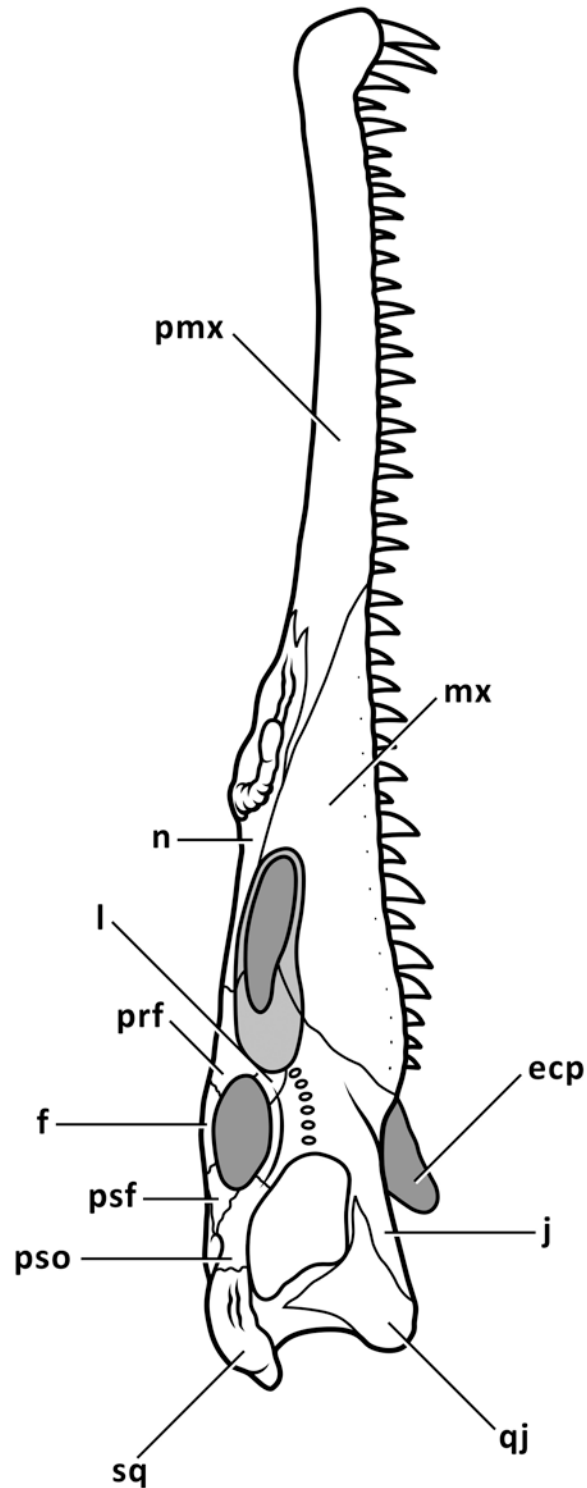
**Ryc. 22.** ZPAL Ab III 200 - okaz holotypowy gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku z boku. Zdjęcie R.J. Butler.





**Ryc. 23.** Rekonstrukcja holotypowej czaszki gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku z boku (głównie na podstawie okazu ZPAL Ab III 200).

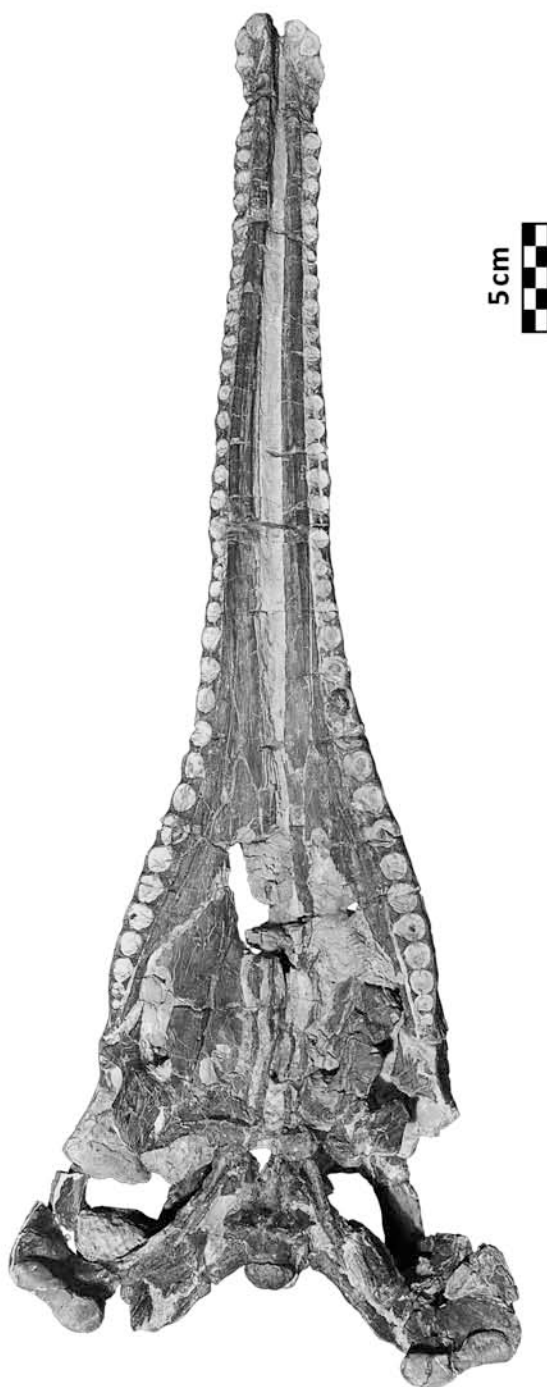




**Ryc. 24.** Przebieg szwów wraz z zaznaczonymi poszczególnymi kośćmi holotypowej czaszki gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku z boku. Objasnienia: **ecp**-k.zewnętrnoskrzydłowa, **f**-k.czołowa, **j**-k.jarzmowa, **l**-k.łzowa, **mx**-k.szczękowa, **n**-k.nosowa, **prf**-k.przedczołowa, **psf**-k.zaczołowa, **pso**-k.zaoczodołowa, **qj**-k.kwadratowo-jarzmowa, **sq**-k.łuskowa.

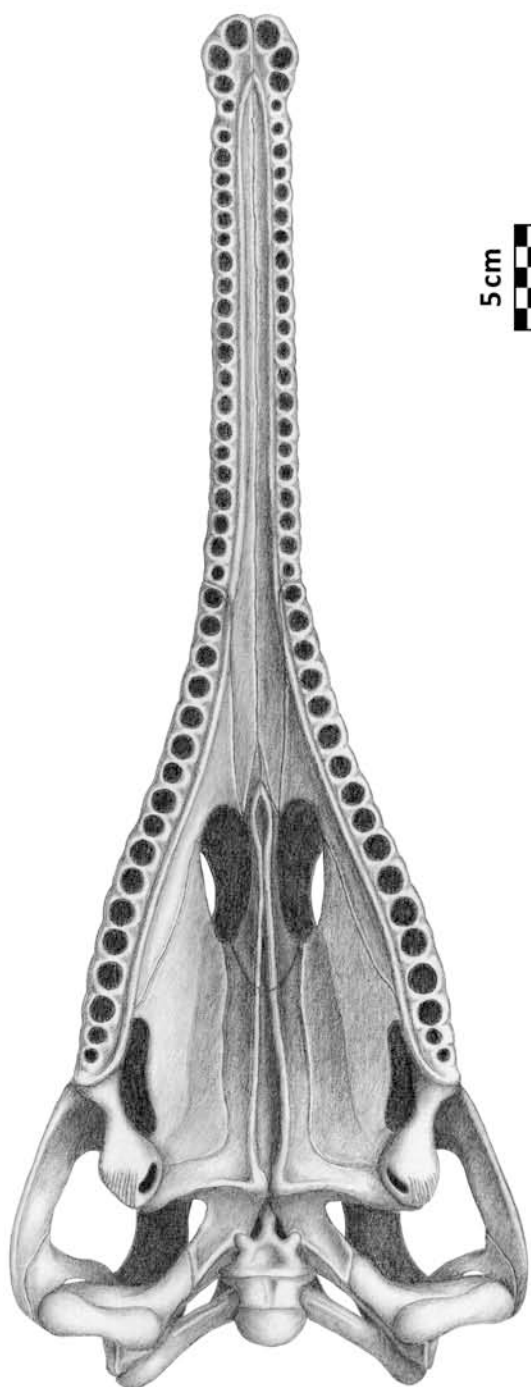






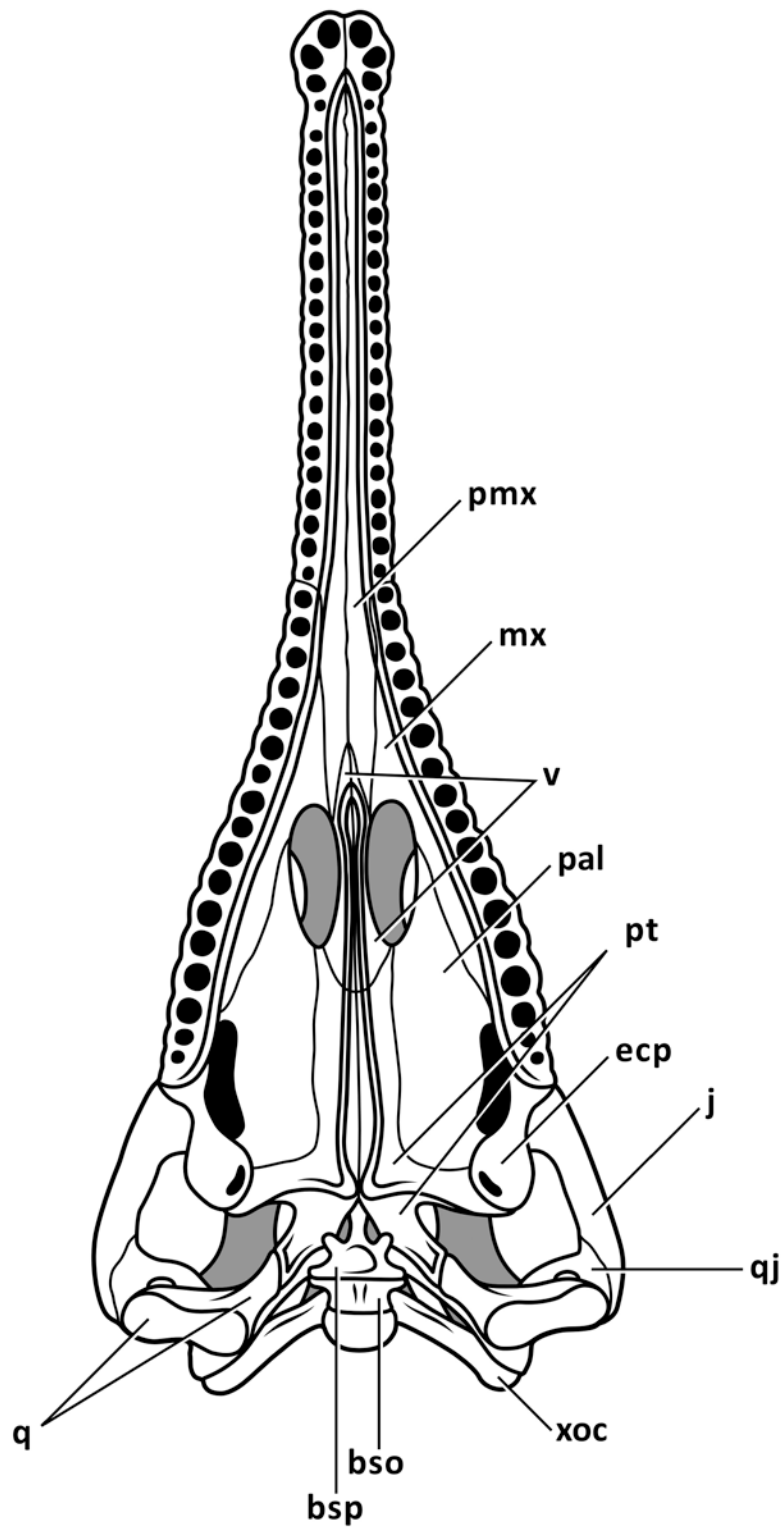
**Ryc. 25.** ZPAL Ab III 200 - okaz holotypowy gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony brzusznej. Zdjęcie R.J. Butler.





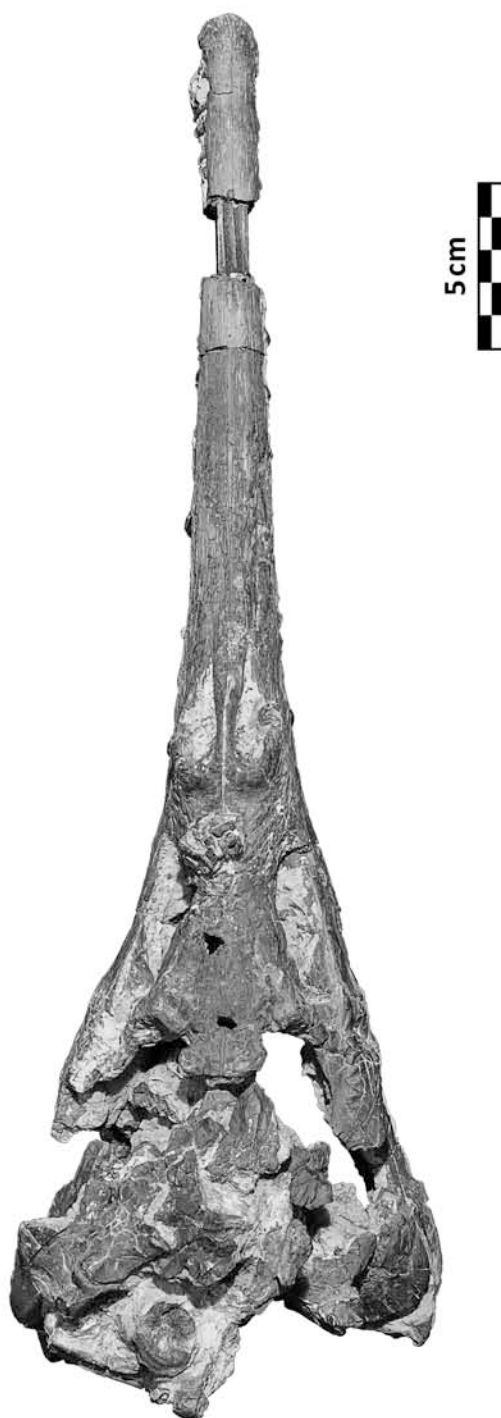
**Ryc. 26.** Rekonstrukcja holotypowej czaszki gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony brzusznej (głównie na podstawie okazu ZPAL Ab III 200).





**Ryc. 27.** Przebieg szwów wraz z zaznaczonymi poszczególnymi kośćmi holotypowej czaszki gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony brzusznej. Objasnienia: **bso**-k.podstawno-potyliczna, **bsp**-k.podstawno-skrzydłowa, **ecp**-k.zewnętrzno-skrzydłowa, **j**-k.jarzmowa, **mx**-k.szczekowa, **pal**-k.podniebienna, **pmx**-k.przedszczękowa, **pt**-k.skrzydłowa, **q**-k.kwadratowa, **qj**-k.kwadratowo-jarzmowa, **v**-lemiesz, **xoc**-k.zewnętrzno-potyliczna.

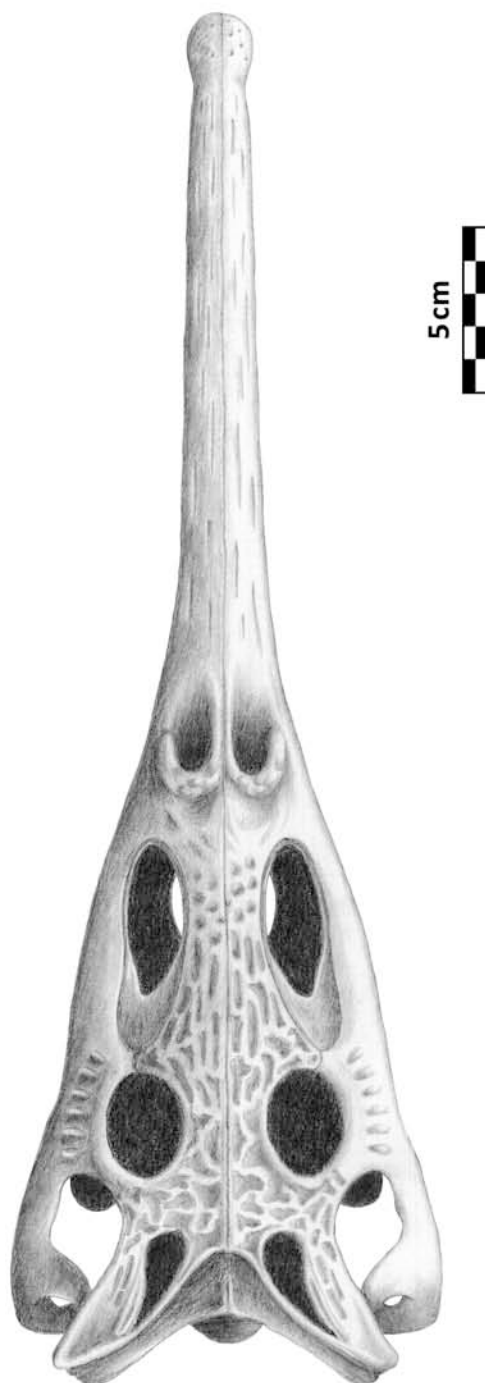




**Ryc. 28.** ZPAL Ab III 112 - czaszka najmłodszego, pod względem ontogenetycznym, osobnika gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony grzbietowej.  
Zdjęcie R.J. Butler.

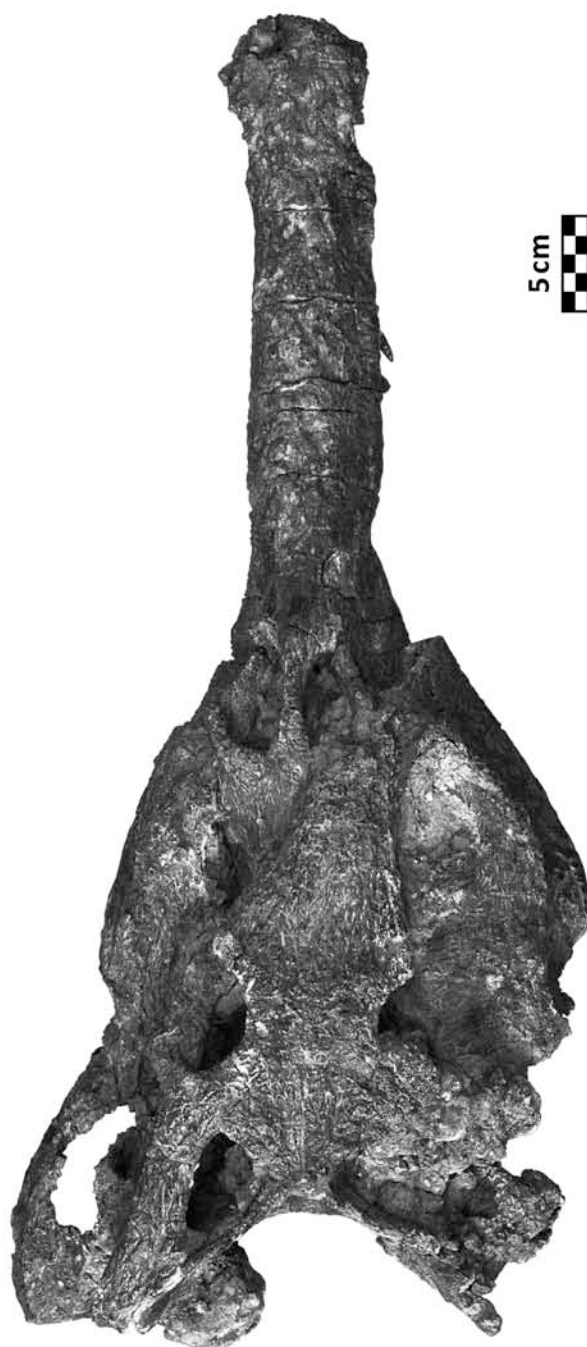






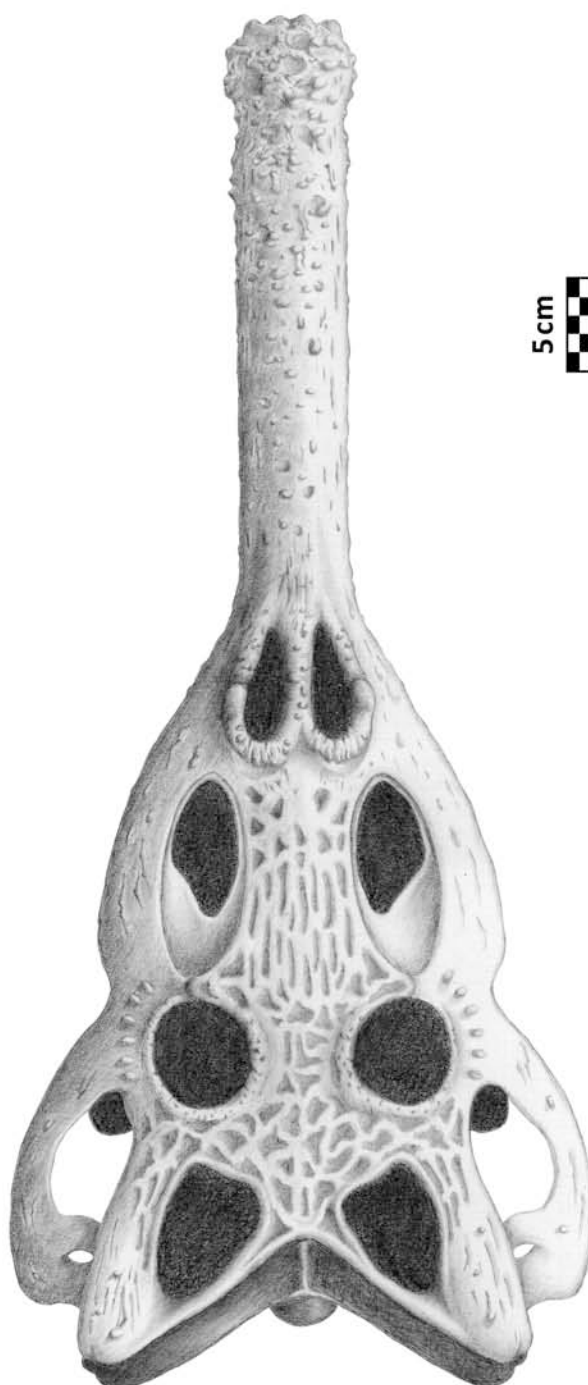
**Ryc. 29.** Rekonstrukcja czaszki najmłodszego, pod względem ontogenetycznym, osobnika gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony grzbietowej.





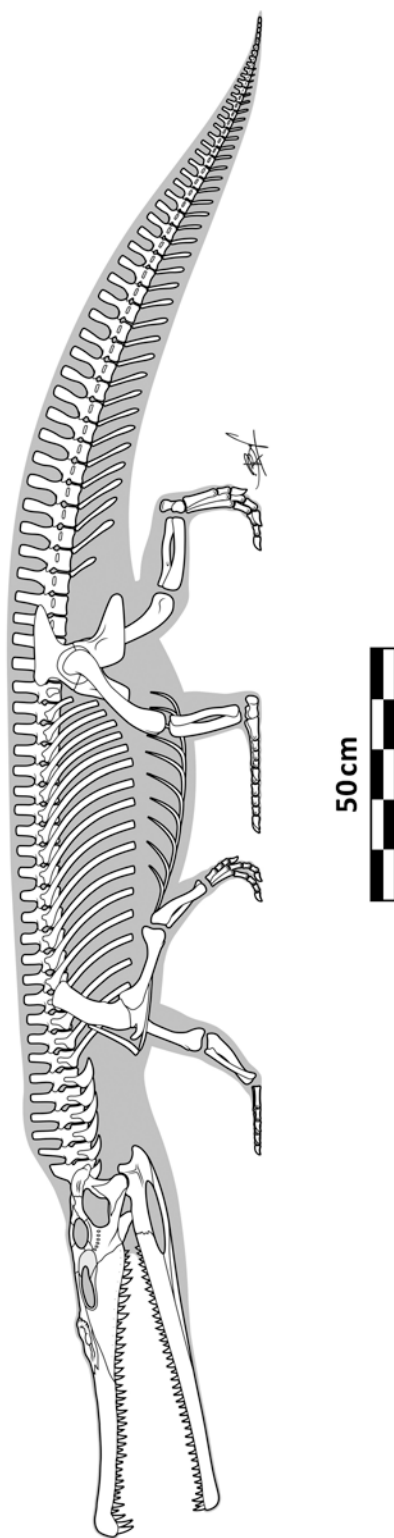
**Ryc. 30.** ZPAL Ab III 1943 - czaszka najstarszego, pod względem ontogenetycznym, osobnika gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony grzbietowej.  
Zdjęcie R.J. Butler.





**Ryc. 31.** Rekonstrukcja czaszki najstarszego, pod względem ontogenetycznym, osobnika gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa w widoku od strony grzbietowej.

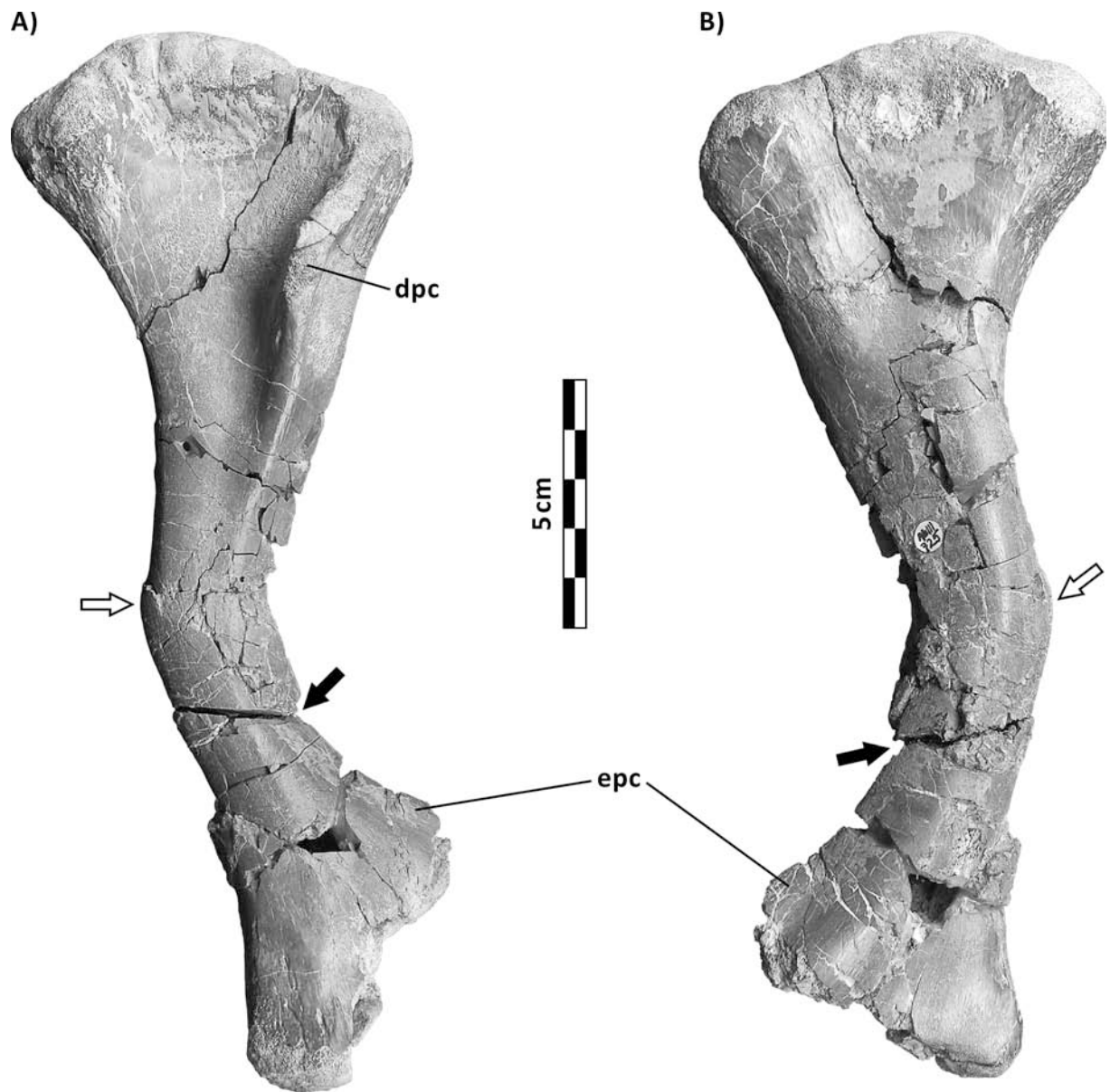




**Ryc. 32.** Rekonstrukcja szkieletu bez pancerza osteodermalnego gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa.

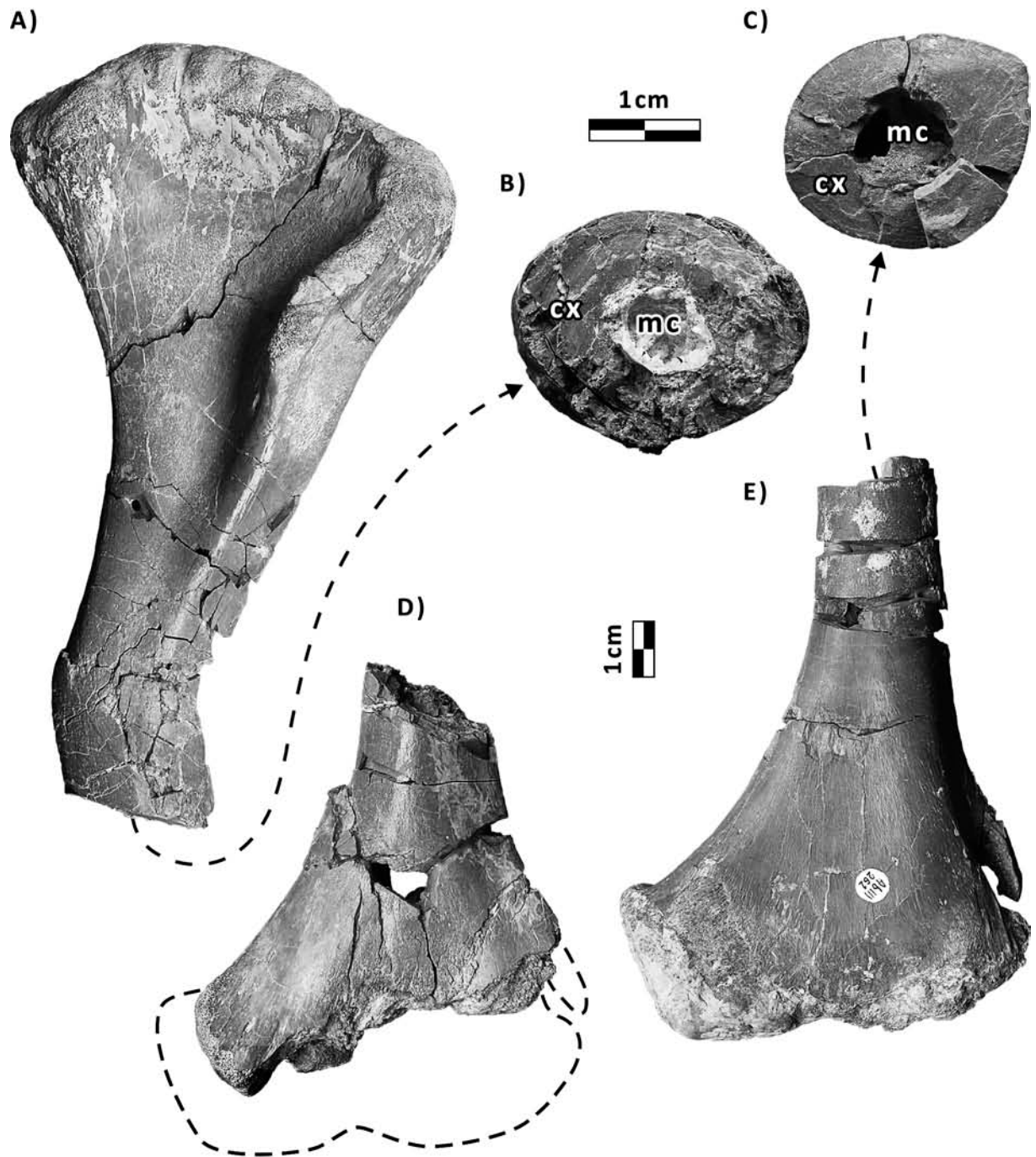






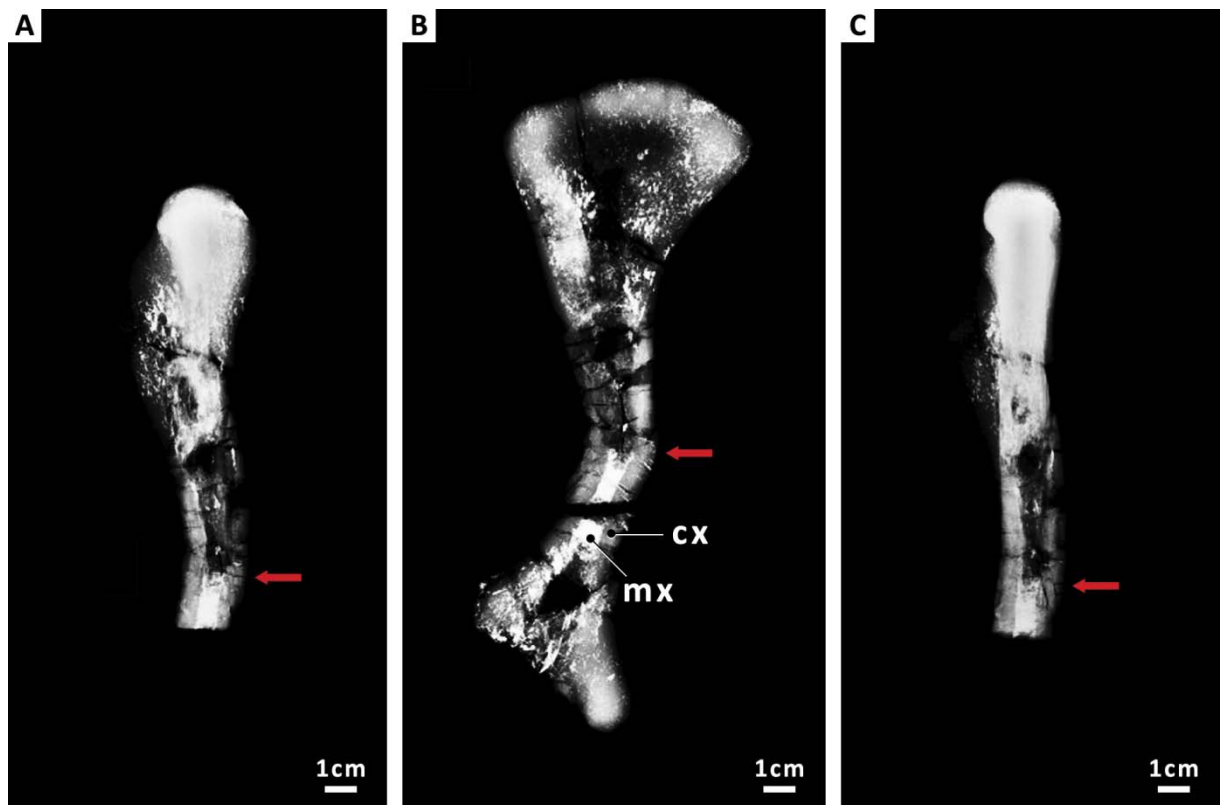
**Ryc. 33.** Patologiczna lewa kość ramieniowa (ZPAL Ab III 725) fitozaura z gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z Krasiejowa. Widok od strony **A)** przedniej, **B)** tylnej. Objaśnienia: **dpc**-grzebień naramiennieo-piersiowy, **epc**-nadkłykieć. Czarna strzałka wskazuje niesklejone naturalne pęknięcie okazu. Biała strzałka wskazuje miejsce wystąpienia patologii.





**Ryc. 34.** Patologiczna kość ramieniowa (ZPAL Ab III 725) fitozaura z Krasiejowa porównana do prawidłowej anatomicznie kości ramieniowej innego osobnika (ZPAL Ab III 262). **A)** nasada bliższa oraz trzon patologicznego okazu, **B)** naturalny przekrój poprzeczny patologicznej kości, **C)** naturalny przekrój poprzeczny prawidłowej anatomicznie kości, **D)** nasada dalsza patologicznego okazu, **E)** nasada dalsza z fragmentem trzonu prawidłowej anatomicznie kości. Objasnienia: **cx**-kość korowa, **mc**-jama szpikowa. Skala pionowa dotyczy nasad i trzonów, skala pozioma dotyczy przekrojów kości.





**Ryc. 35.** Zdjęcia rentgenowskie (RTG) patologicznej kości ramieniowej (ZPAL Ab III 725) w różnych ujęciach wyraźnie pokazujące pogrubienie kości korowej na skutek wystąpienia patologii. Objasnienia: **cx**-kość korowa, **mx**-jama szpikowa. Czerwone strzałki wskazują miejsce plastycznego odkształcenia kości.

**Ryc. 36 (na następnej stronie).** Nasady bliższe i dalsze kości piszczelowych fitozaurów z Krasiejowa. **Morfotyp A** - **A<sub>1</sub>**) nasada bliższa okazu ZPAL Ab III 3213 (obraz odwrócony w poziomie), **A<sub>2</sub> & A<sub>3</sub>**) nasady bliższa i dalsza okazu ZPAL Ab III 747, **A<sub>3</sub>**) nasada bliższa okazu ZPAL Ab III 734 (obraz odwrócony w poziomie), **A<sub>4</sub>**) nasada bliższa okazu ZPAL Ab III 748. **Morfotyp B** - **B<sub>1</sub> i B<sub>3</sub>**) nasady bliższa i dalsza okazu ZPAL Ab III 742 (obrazy odwrócone w poziomie), **B<sub>2</sub>**) nasada bliższa okazu ZPAL Ab III 245 (obraz odwrócony w poziomie). **C<sub>1</sub> i C<sub>2</sub>**) schematyczny rysunek morfologii nasady bliższej (C<sub>1</sub>) i dalszej (C<sub>2</sub>) morfotypu A. **D<sub>1</sub> i D<sub>2</sub>**) schematyczny rysunek morfologii nasady bliższej (D<sub>1</sub>) i dalszej (D<sub>2</sub>) morfotypu B.

A<sub>1</sub>)



A<sub>2</sub>)



A<sub>3</sub>)



A<sub>4</sub>)



A<sub>5</sub>)



B<sub>1</sub>)



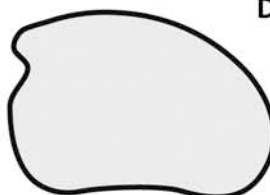
B<sub>2</sub>)



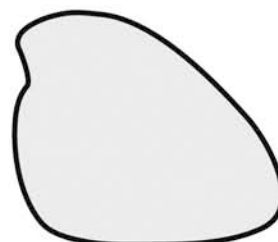
B<sub>3</sub>)



C<sub>1</sub>)



D<sub>1</sub>)



C<sub>2</sub>)

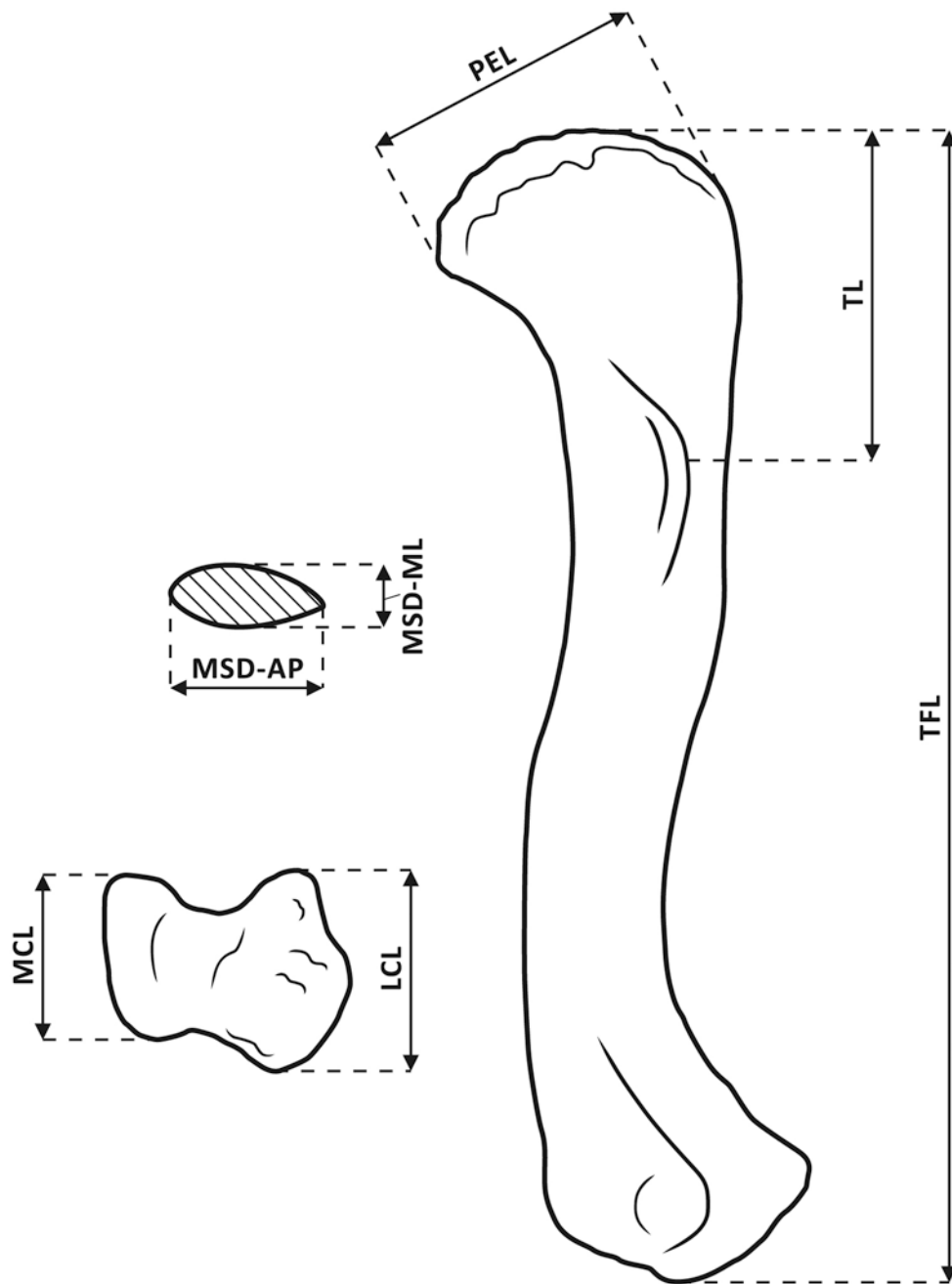


D<sub>2</sub>)



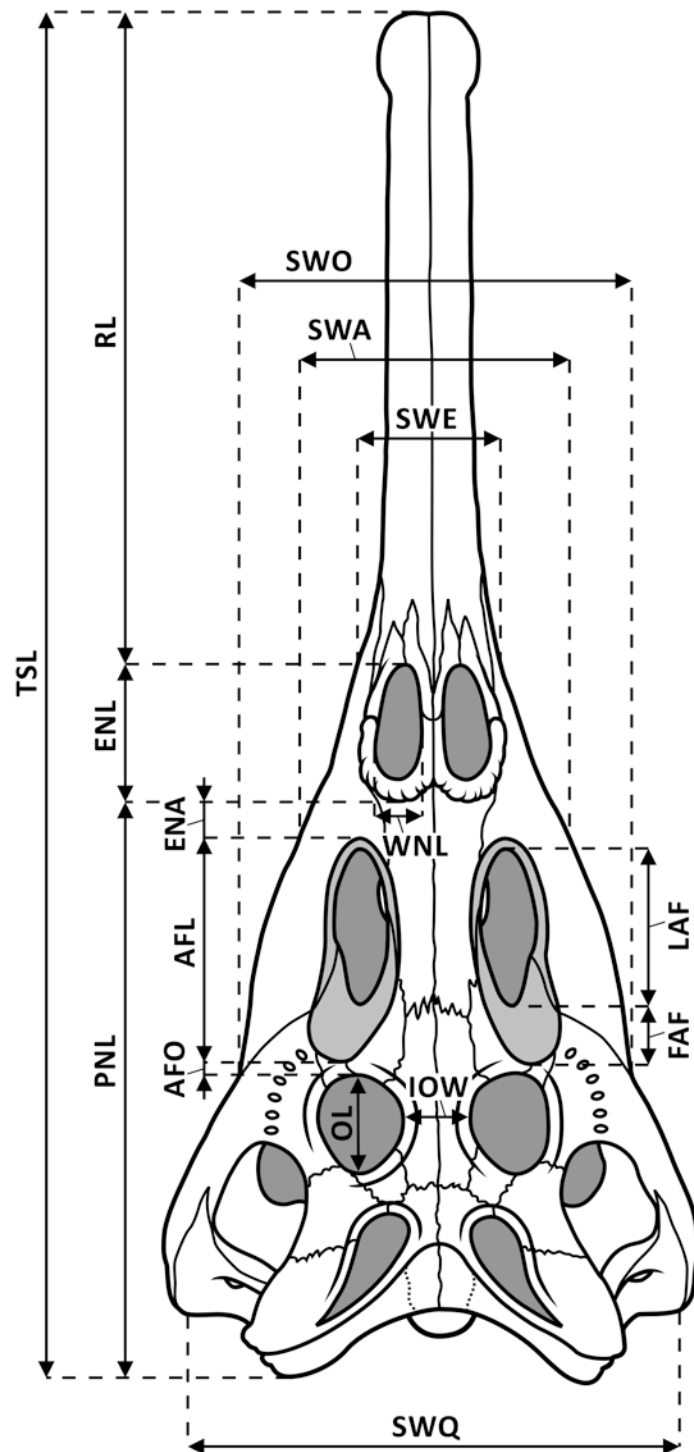




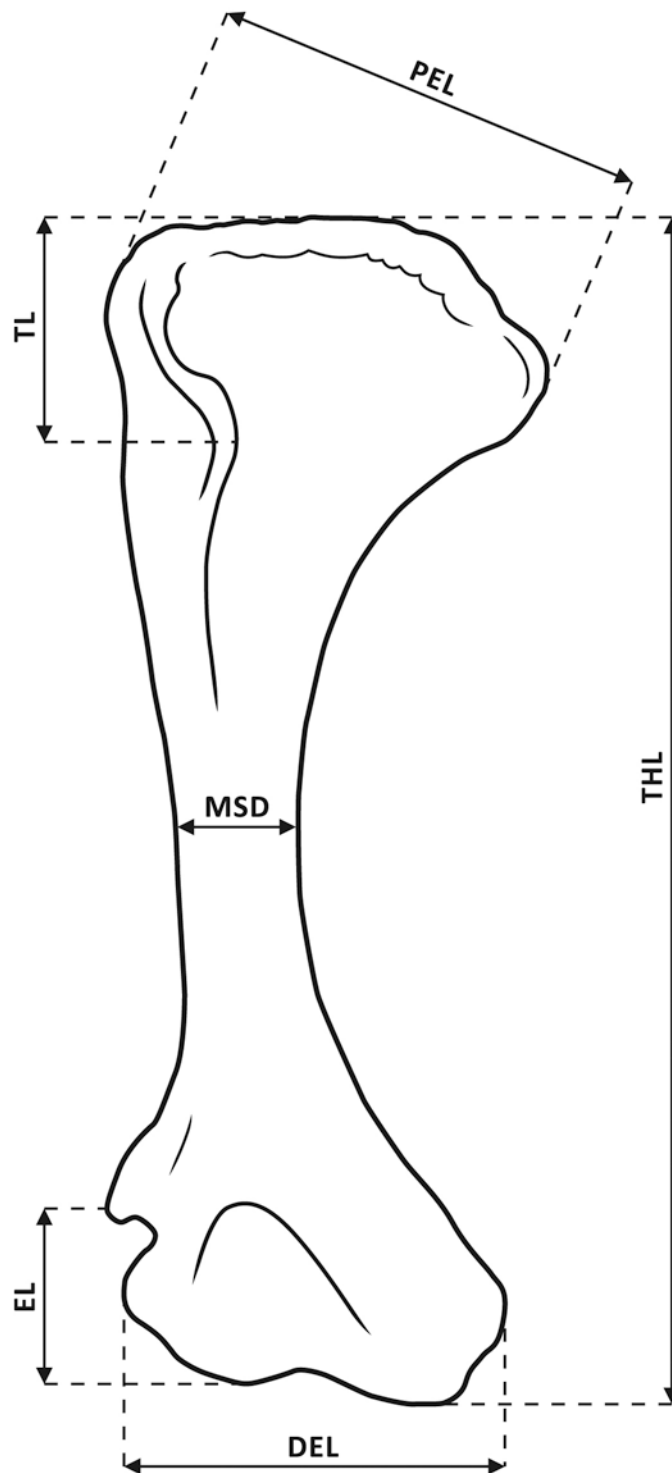


**Ryc. 37.** Schematyczny rysunek konturowy kości udowej fitozaura z późnego triasu Krasiejowa z zaznaczonymi wykonanymi pomiarami. Objasnienia: **LCL**-szerokość nasady dalszej na wysokości kłykcia zewnętrznego, **MCL**-szerokość nasady dalszej na wysokości kłykcia przyśrodkowego, **MSD-AP**-szerokość trzonu zmierzona w kierunku przednio-tylnym, **MSD-ML**-szerokość trzonu zmierzona w kierunku boczno-przyśrodkowym, **PEL**-długość nasady bliższej, **TFL**-całkowita długość kości, **TL**-odległość od nasady bliższej do krętarza IV.

**Ryc. 38 (na następnej stronie).** Schematyczny rysunek konturowy czaszki fitozaura z późnego triasu Krasiejowa w widoku z góry z zaznaczonymi wykonanymi pomiarami. Objasnienia: **AFL**-długość zagłębienia przedoczodołowego, **AFO**-odległość pomiędzy tylnym krańcem zagłębienia przedoczodołowego a przednim krańcem oczodołu, **ENA**-odległość pomiędzy przednim krańcem zagłębienia przedoczodołowego a tylnym krańcem nozdrzy zewnętrznych, **ENL**-długość nozdrzy zewnętrznych, **FAF**-odległość pomiędzy tylnym krańcem zagłębienia przedoczodołowego a tylnym krańcem okna przedoczodołowego, **IOW**-odległość pomiędzy oczodołami, **LAF**-długość okna przedoczodołowego, **OL**-długość oczodołu, **PNL**-długość zanosowa czaszki, **RL**-długość przednosowa czaszki (długość rostrum), **SWA**-szerokość czaszki na wysokości przednich krańców zagłębień przedoczodołowych, **SWE**-szerokość czaszki na wysokości przednich krańców nozdrzy zewnętrznych, **SWO**-szerokość czaszki na wysokości przednich krańców oczodołów, **SWQ**-szerokość czaszki na wysokości kości kwadratowych, **TSL**-całkowita długość czaszki, **WNL**-szerokość nozdrzy zewnętrznych.

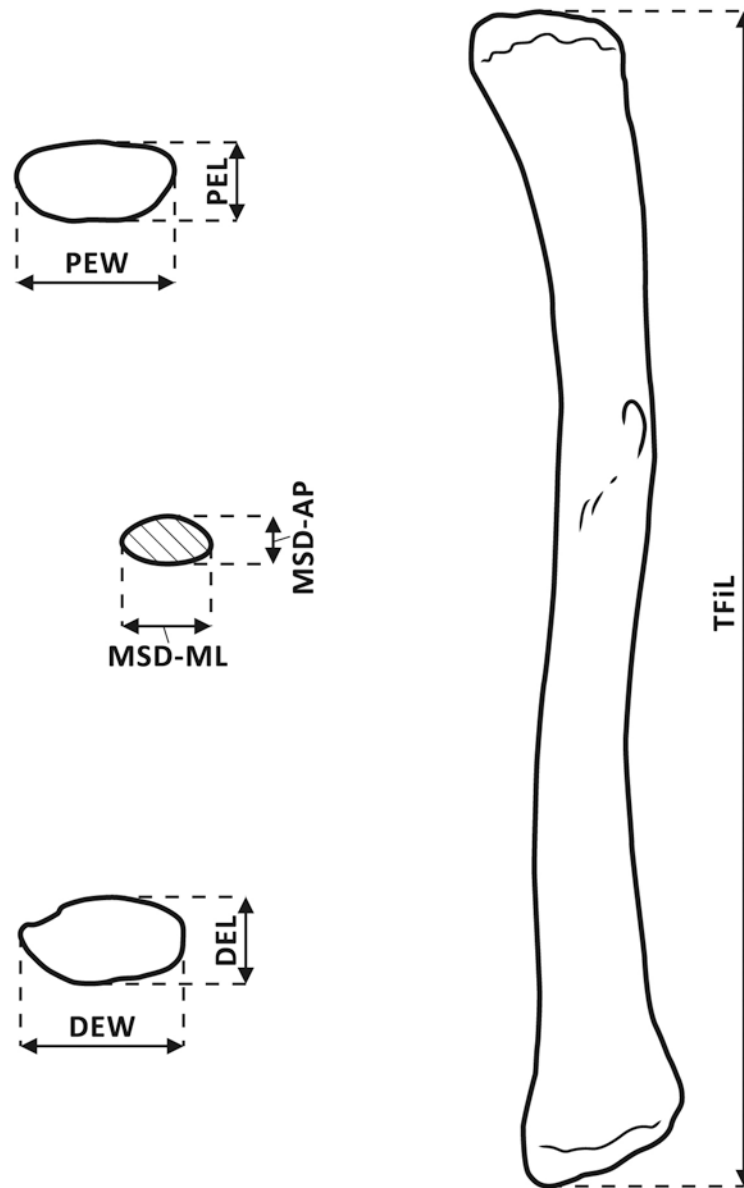






**Ryc. 39.** Schematyczny rysunek konturowy kości ramieniowej fitozaura z późnego triasu Krasiejowa z zaznaczonymi wykonanymi pomiarami. Objaśnienia: **DEL**-długość nasady dalszej, **EL**-odległość od nasady dalszej do nadkłykcia, **MSD**-szerokość trzonu zmierzona na jego środku, **PEL**-długość nasady dalszej, **THL**-całkowita długość kości, **TL**-odległość od nasady bliższej do grzebienia naramiennieo-piersiowego.



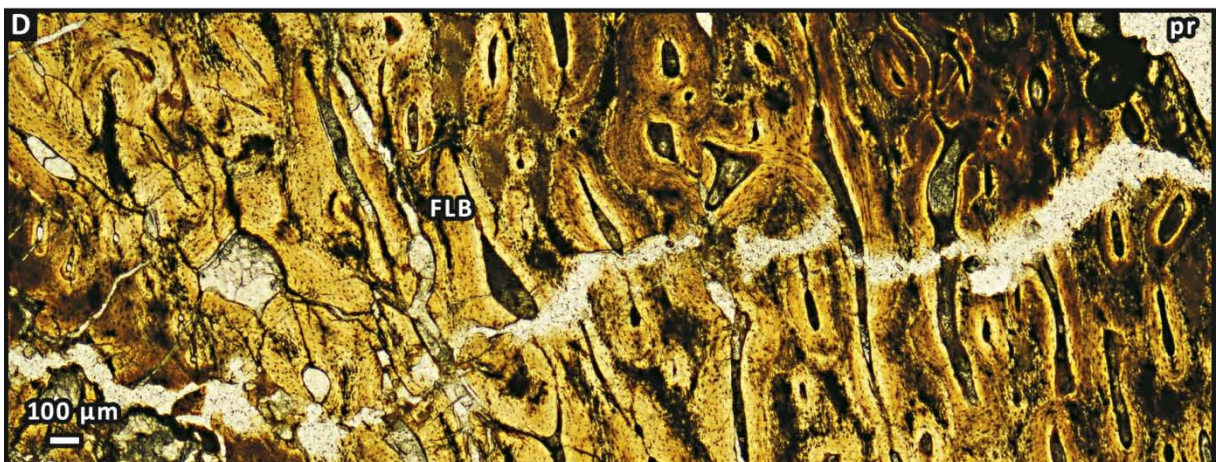
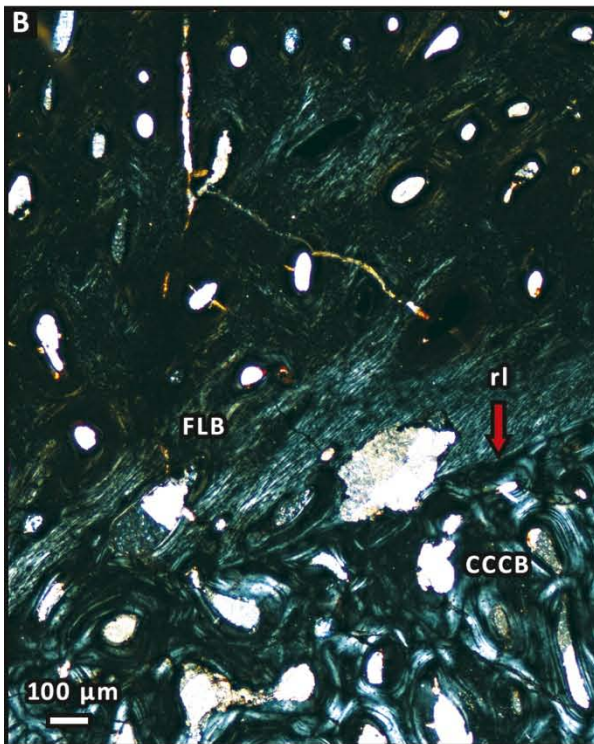
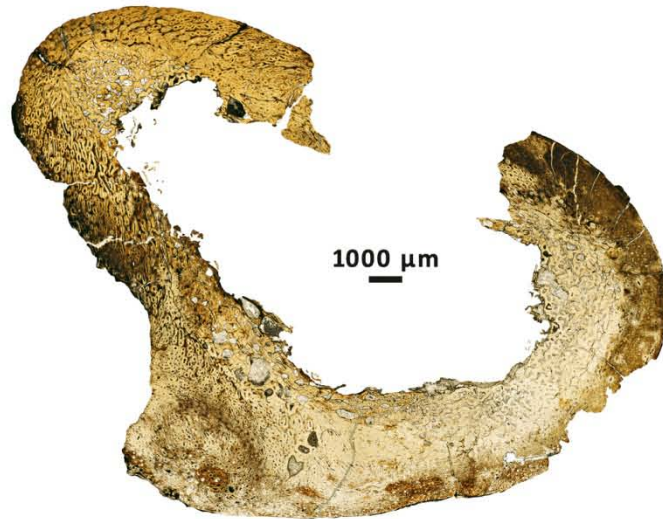


**Ryc. 40.** Schematyczny rysunek konturowy kości strzałkowej fitozaura z późnego triasu Krasiejowa z zaznaczonymi wykonanymi pomiarami. Objaśnienia: **DEL**-długość nasady dalszej, **DEW**-szerokość nasady dalszej, **MSD-AP**-szerokość trzonu zmierzona w kierunku przednio-tylnym, **MSD-ML**-szerokość trzonu zmierzona w kierunku boczno-przyśrodkowym, **PEL**-długość nasady bliższej, **PEW**-szerokość nasady bliższej, **TFiL**-całkowita długość kości.

**Ryc. 41 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości udowej ZPAL Ab III 727a. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** fragment kości korowej z widoczną linią rewersji oraz kontaktem kości włóknisto-blaszkowatej ze ściśniętą gruboboleczkową kością gąbczastą (nikole skrzyżowane), **C)** okolice periosteum z widocznymi nie w pełni utworzonymi kanałami dla naczyń krwionośnych (nikole rozkrzyżowane), **D)** fragment kości korowej z widoczną powstałą na skutek szybkiego tempa wzrostu kością włóknisto-blaszkowatą. Objasnienia: **CCCB**-ściśnięta gruboboleczkowa kość gąbczasta, **FLB**-kość włóknisto-blaszkowata, **rl**-linia rewersji, **vc**-kanał dla naczyń krwionośnych.

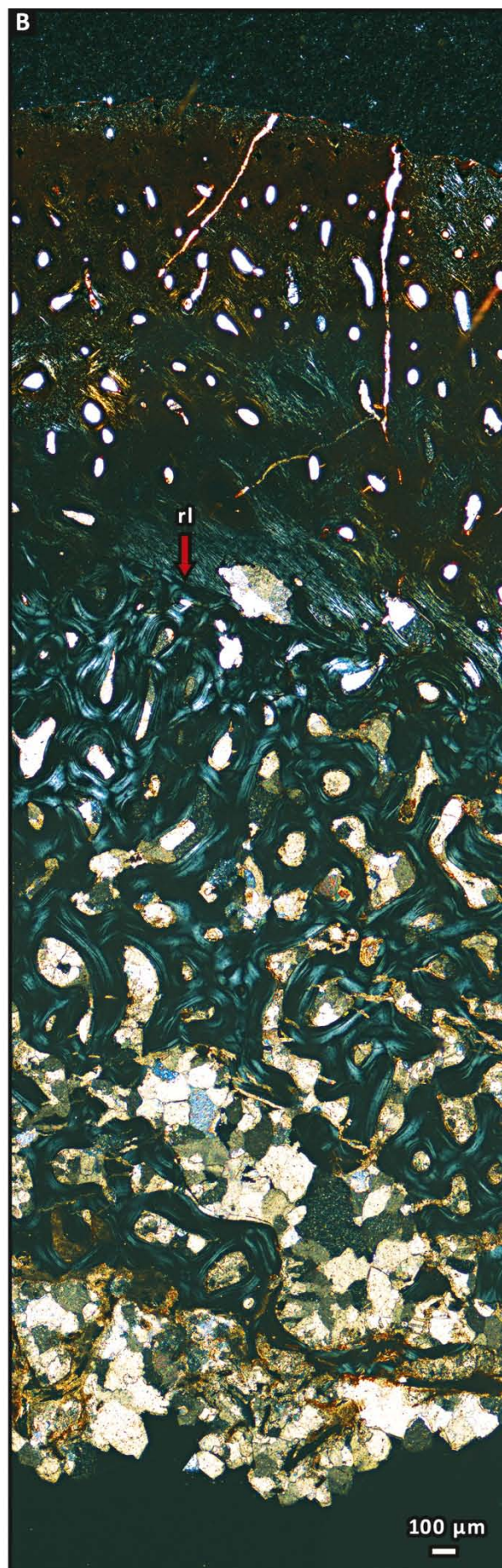
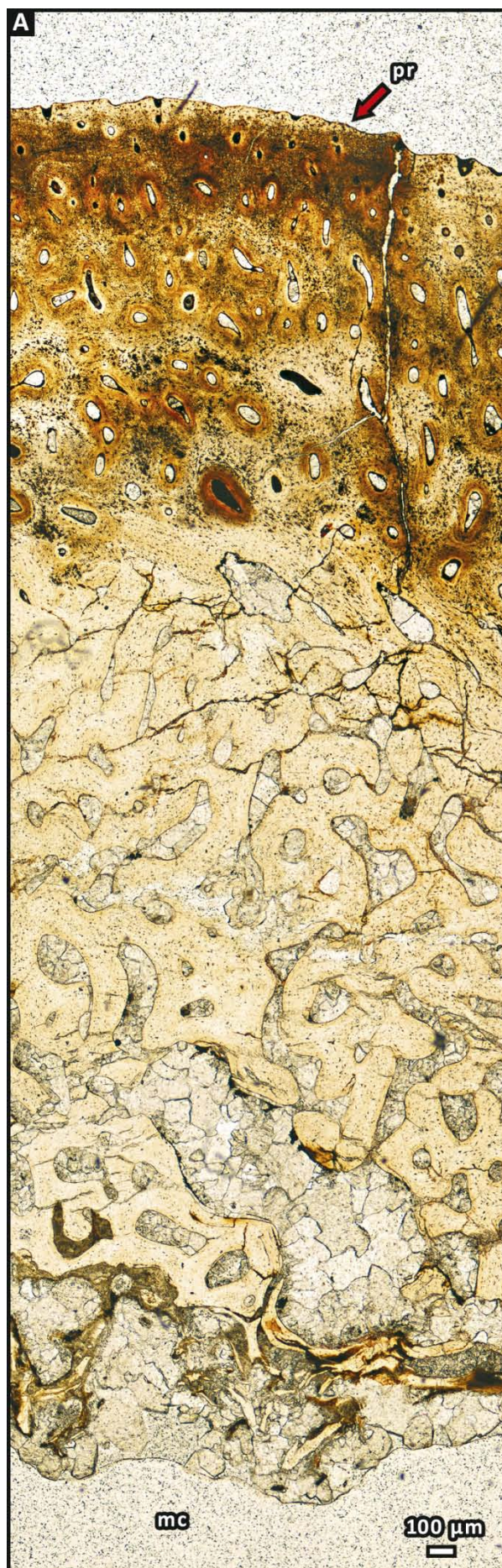


A



**Ryc. 42 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości udowej ZPAL Ab III 727a przy nikolach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum, **rl**-linia rewersji.

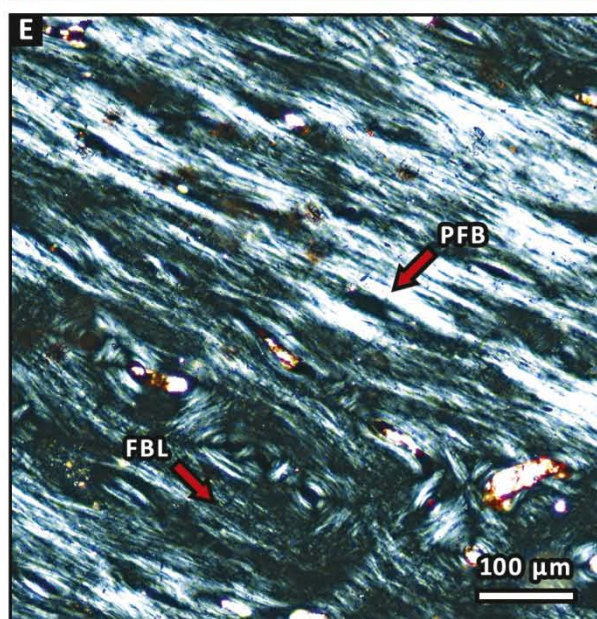
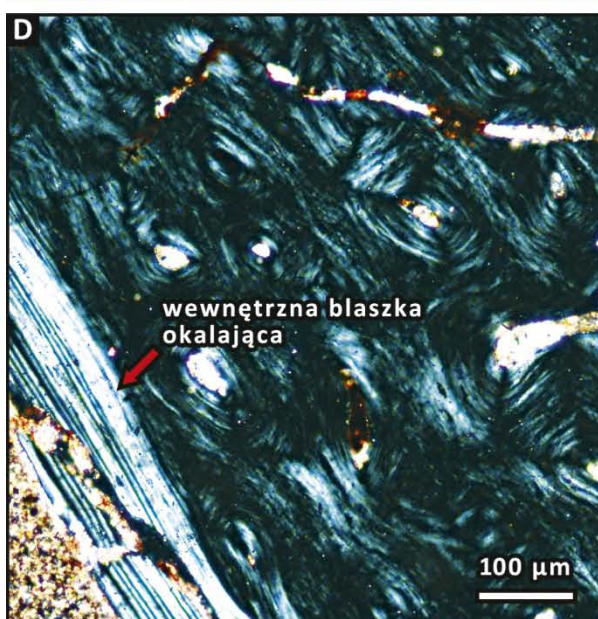
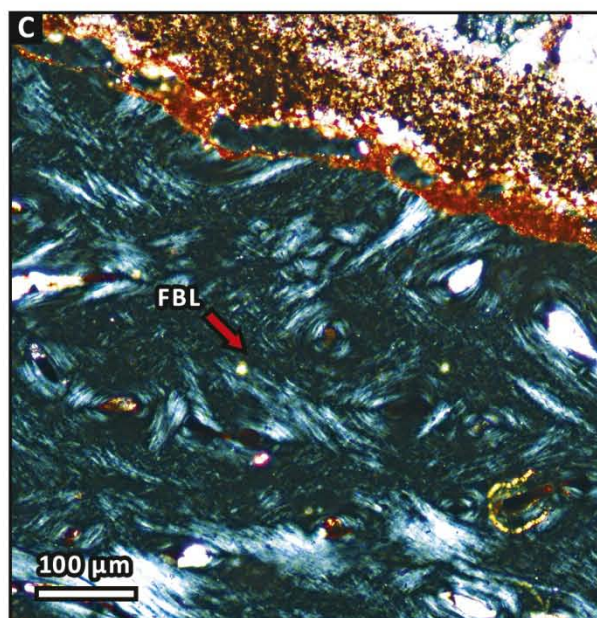
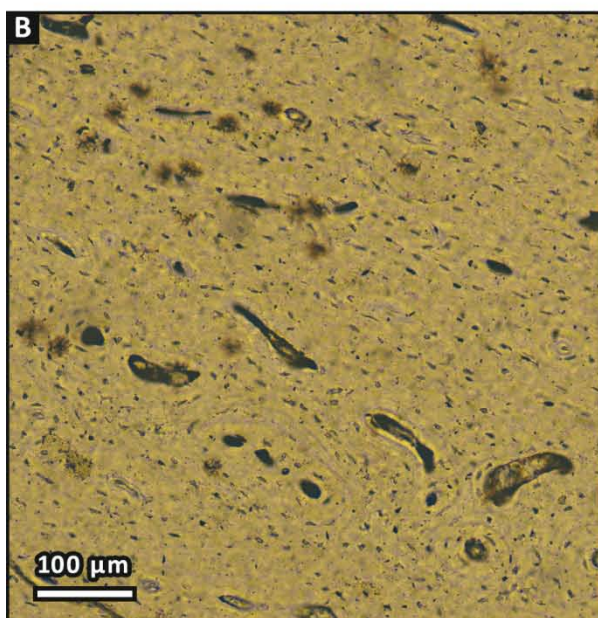
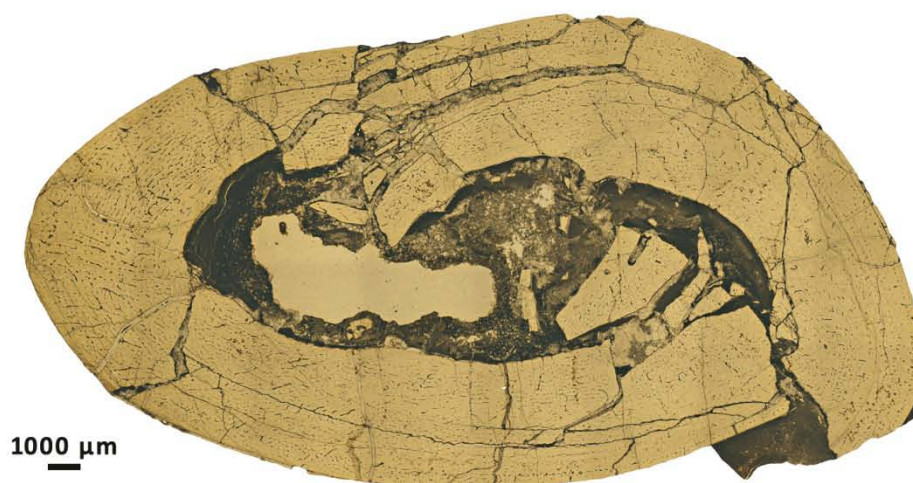






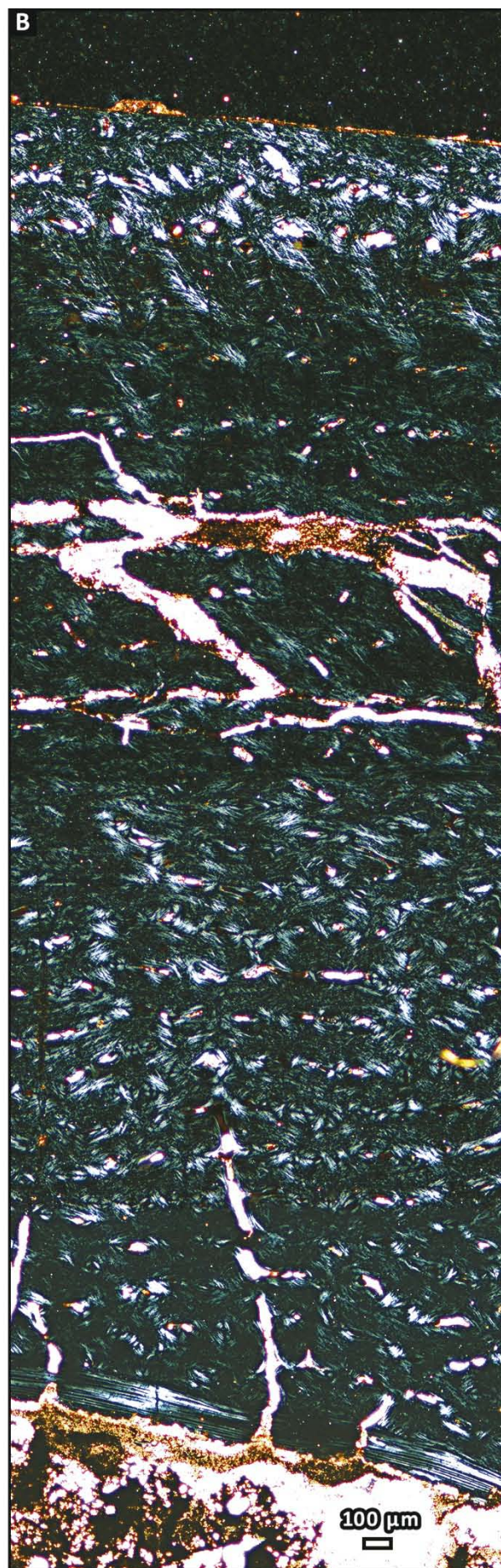
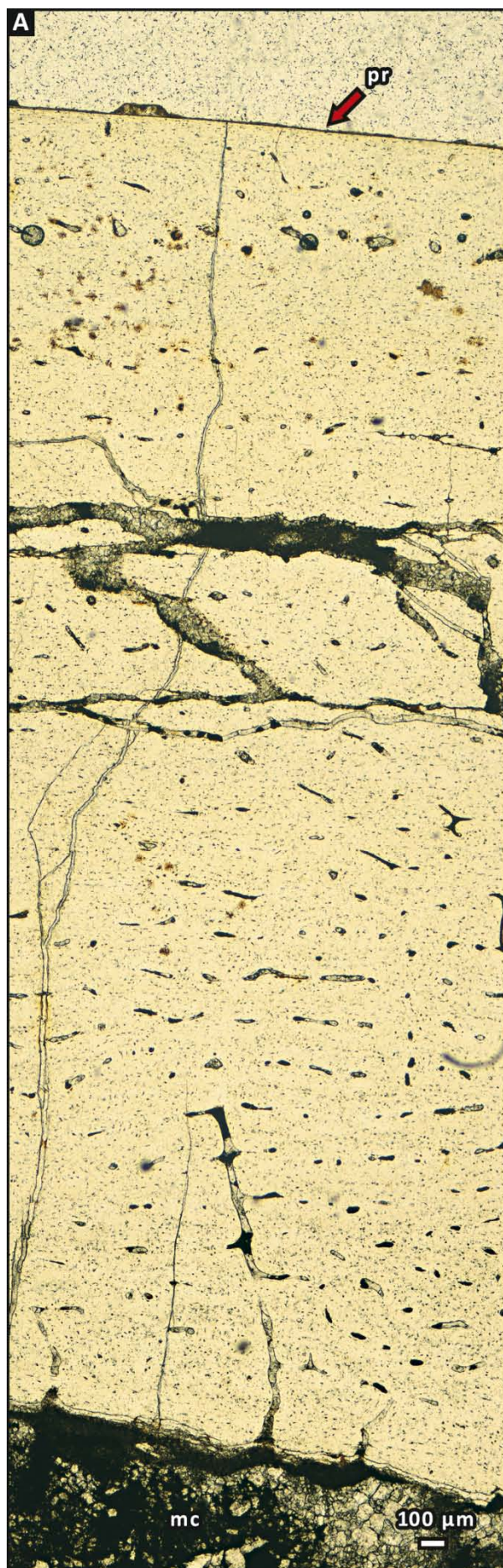
**Ryc. 43 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości udowej ZPAL Ab III 3212. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** fragment średnio unaczynionej kości korowej (nikole rozkrzyżowane), **C)** fragment kości korowej z widoczną kością włóknisto-blaszkowatą z nieregularnie rozrzuconymi włóknami kolagenu (nikole skrzyżowane), **D)** fragment ścianki kości w okolicy jamy szpikowej z widoczną wewnętrzną blaszką okalającą (nikole skrzyżowane), **E)** fragment kości korowej z widocznym kontaktem kości włóknisto-blaszkowatej i pseudowarstwowej (o równolegle ułożonych włóknach kolagenu). Objaśnienia: **FBL**-kość włóknisto-blaszkowata, **PFB**-kość pseudowarstwowa.

**A**



**Ryc. 44 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości udowej ZPAL Ab III 3212 przy niołach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum.



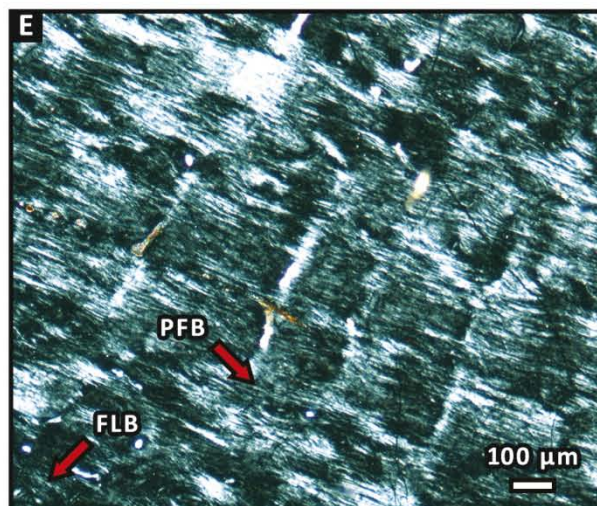
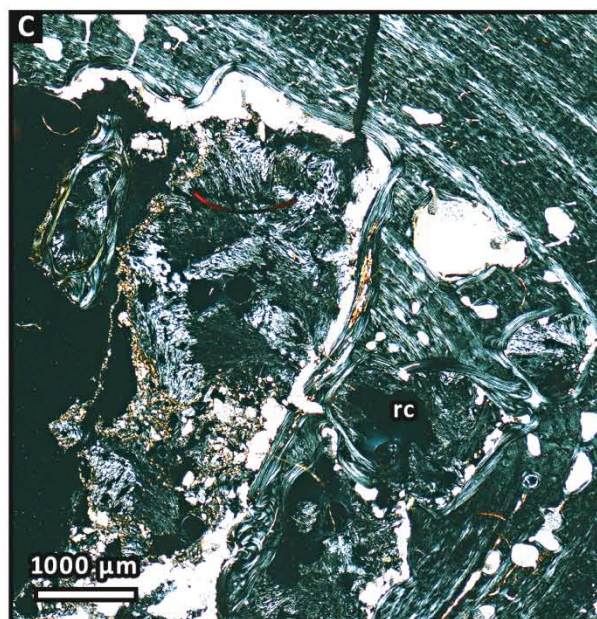
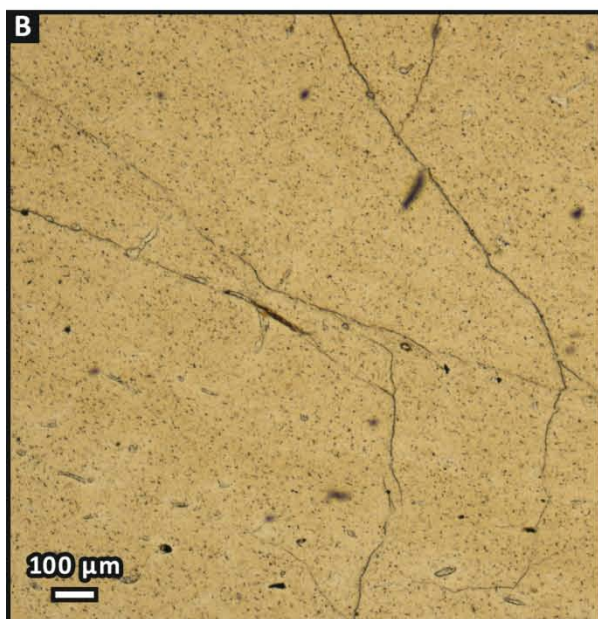
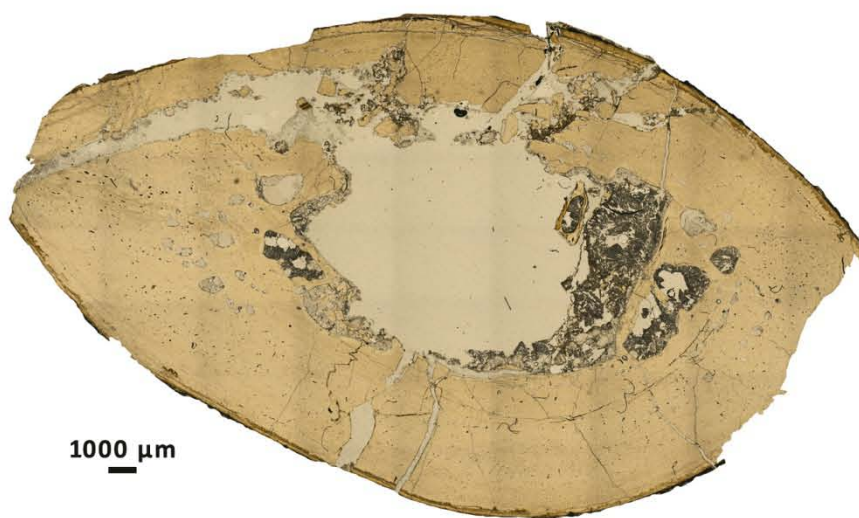




**Ryc. 45 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości udowej ZPAL Ab III 1688. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** fragment kości korowej pokazujący niski stopień unaczynienia kości (nikole rozkrzyżowane), **C)** fragment ścianki kości w okolicy jamy szpikowej z widocznymi kilkoma większymi pustkami resorpcyjnymi (nikole skrzyżowane), **D)** okolice jamy szpikowej z widoczną kością blaszkowatą pochodzenia śródkostnego (nikole skrzyżowane), **E)** fragment kości korowej z widocznym kontaktem kości włóknisto-blaszkowatej i pseudowarstwowej (nikole skrzyżowane). Objaśnienia: **FLB**-kość włóknisto-blaszkowata, **PFB**-kość pseudowarstwowa.

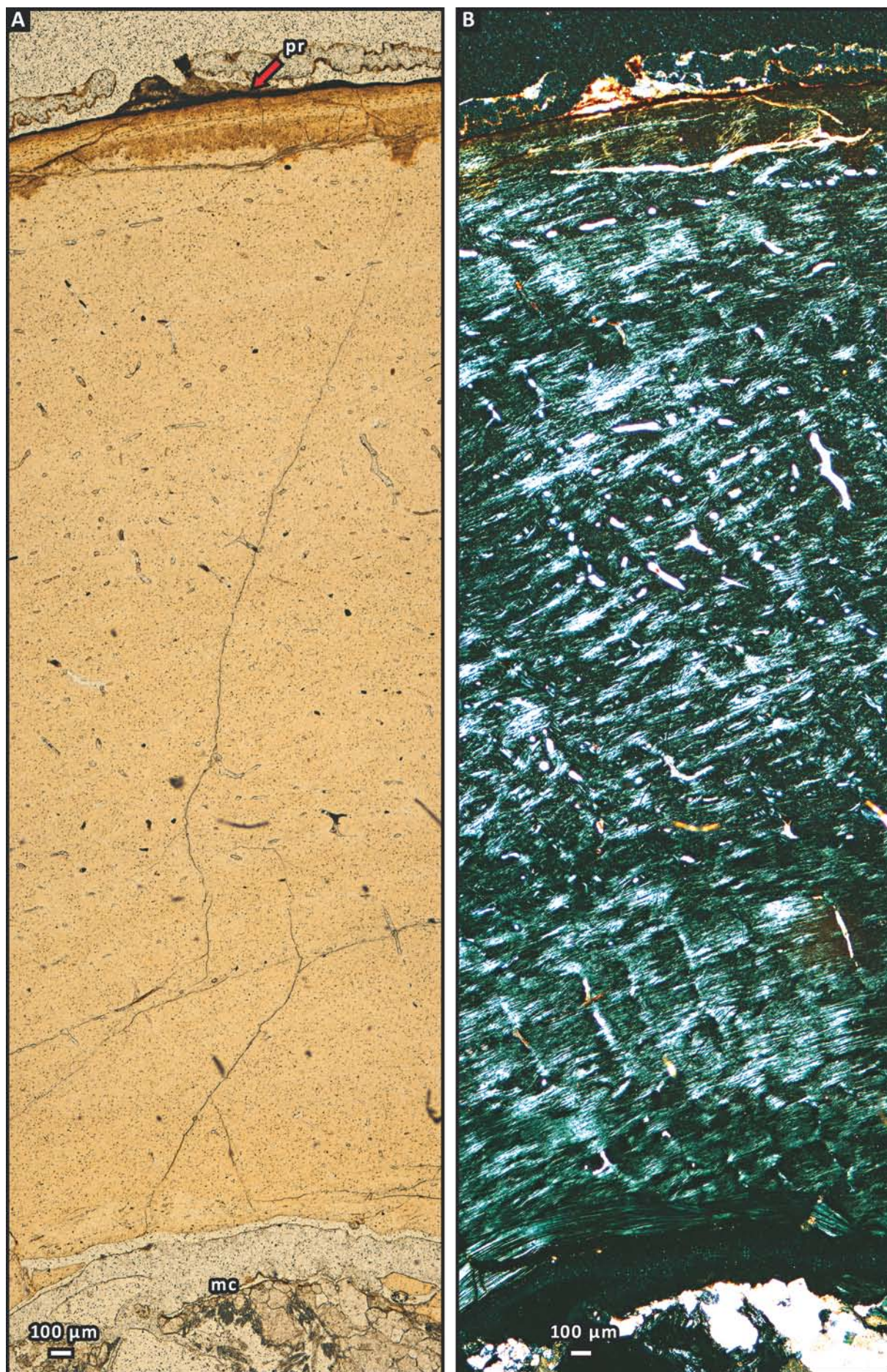


**A**



**Ryc. 46 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości udowej ZPAL Ab III 1688 przy nikolach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum.

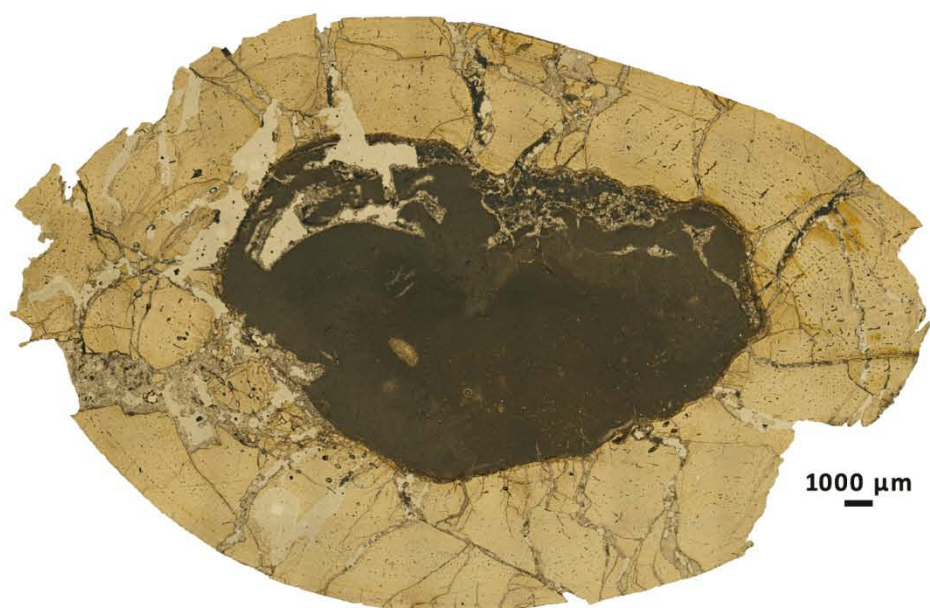




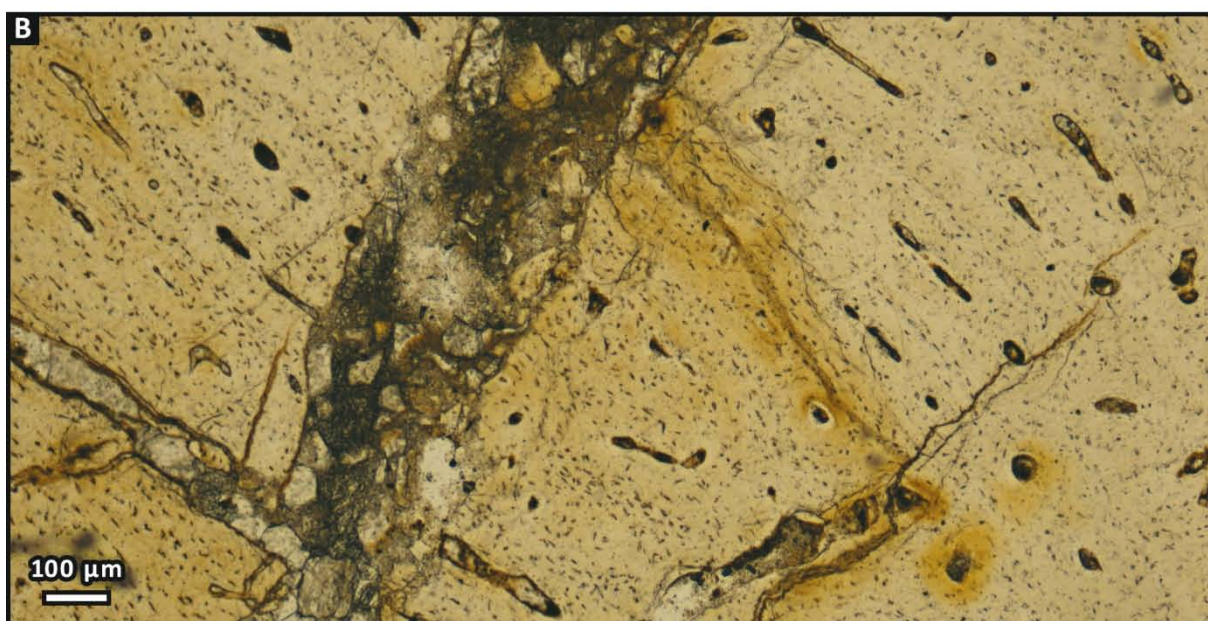


**Ryc. 47 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości udowej ZPAL Ab III 2352. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** fragment kości korowej wykazujący średni stopień unaczynienia (nikole rozkrzyżowane), **C)** słabo unaczyniony fragment kości korowej z osteonami pierwotnymi ułożonymi laminarnie (nikole rozkrzyżowane), **D)** ten sam fragment ścianki kości jak na zdjęciu C, z widoczną kością o równoległe ułożonych włóknach kolagenu (nikole skrzyżowane). Objasnienia: **PFB**-kość pseudowarstwowa (o równoległe ułożonych włóknach kolagenu), **Po**-osteon pierwotny.

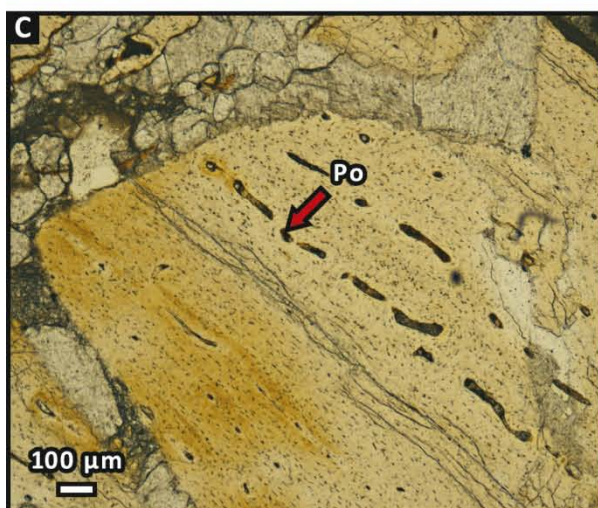
**A**



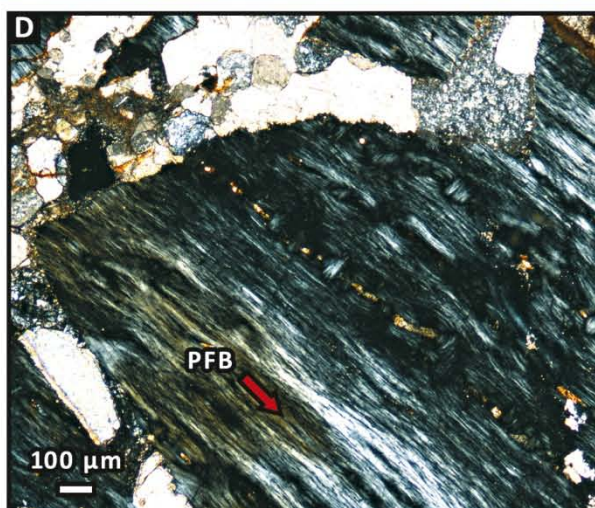
**B**



**C**

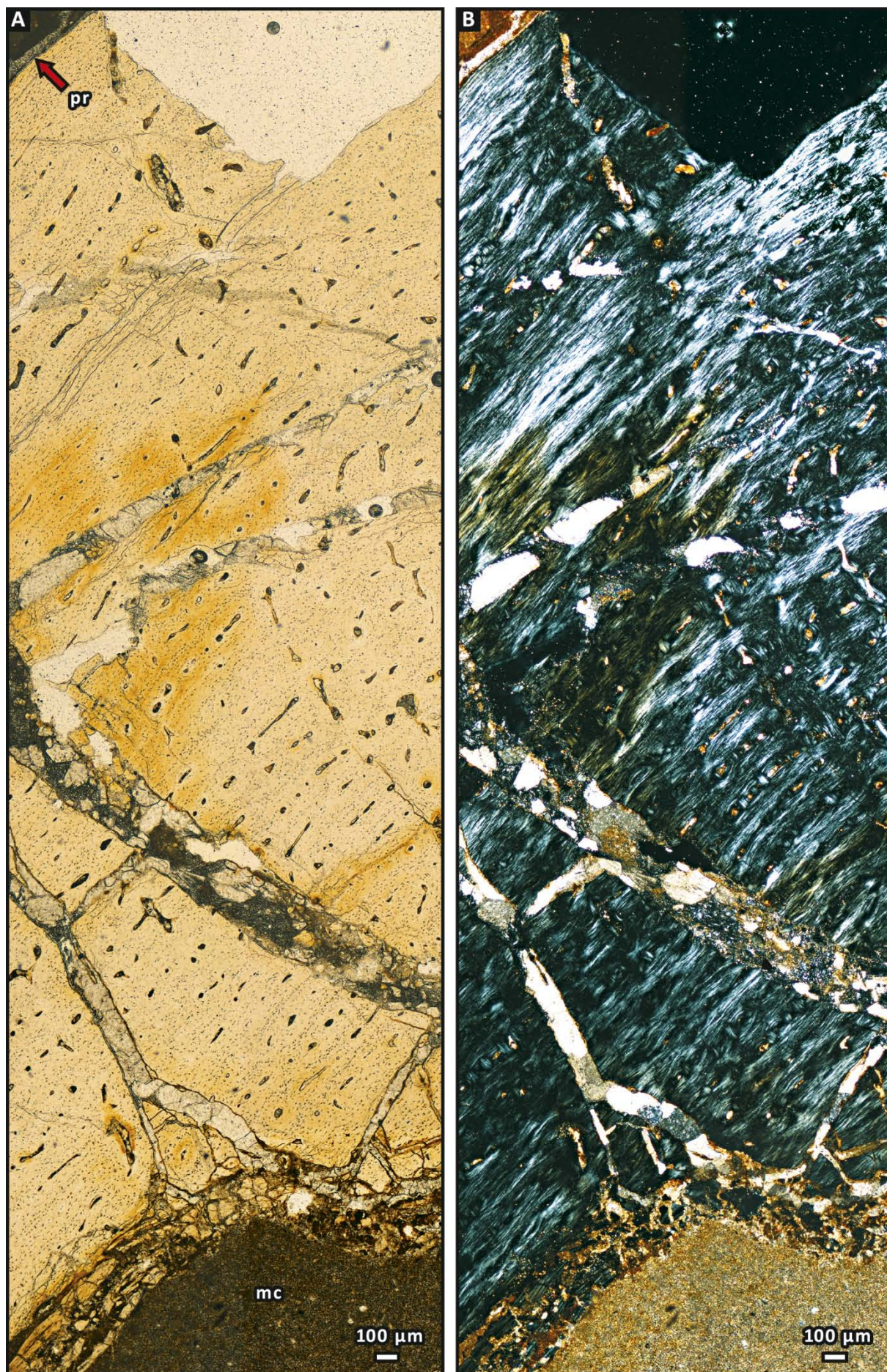


**D**



**Ryc. 48 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości udowej ZPAL Ab III 2352 przy nikolach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum.



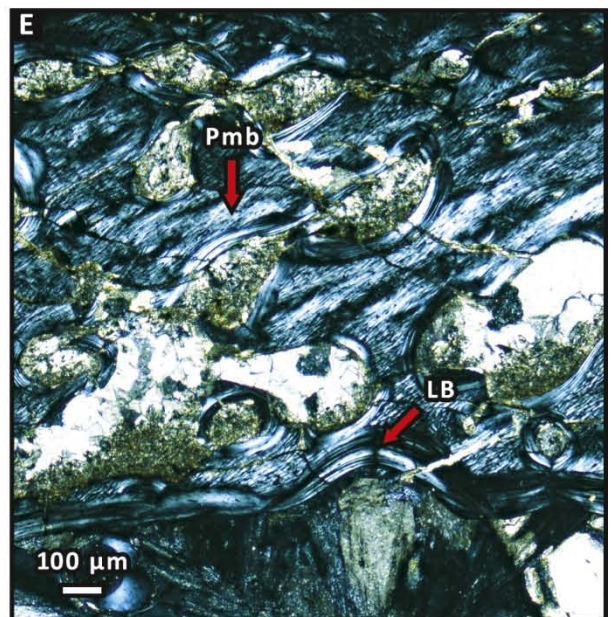
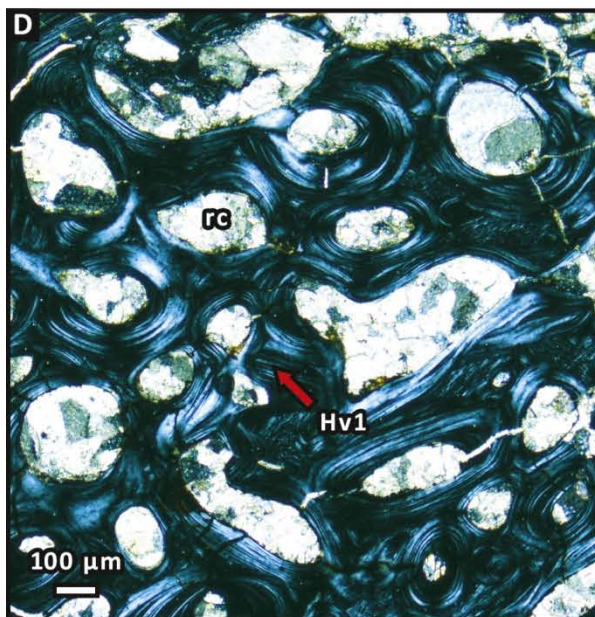
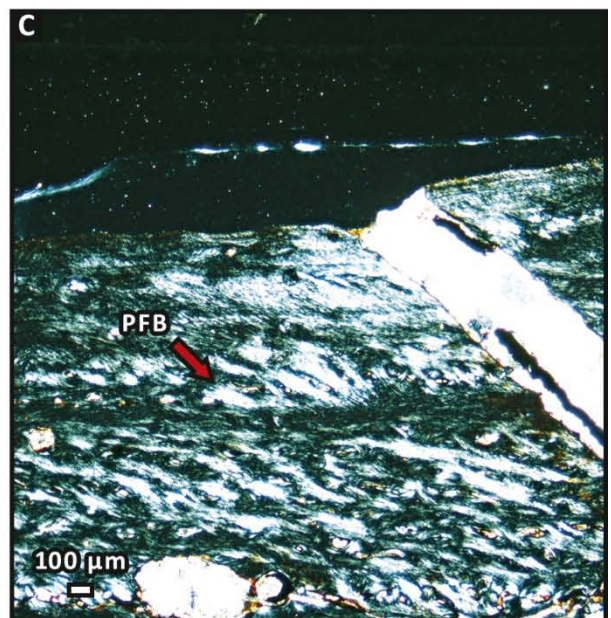
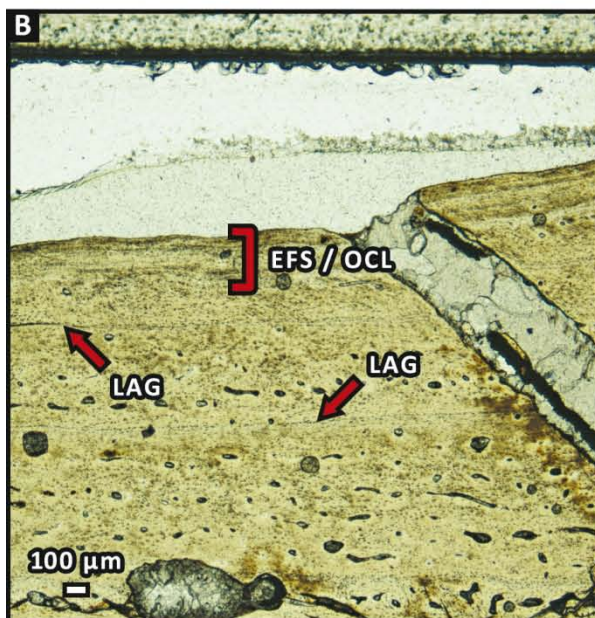
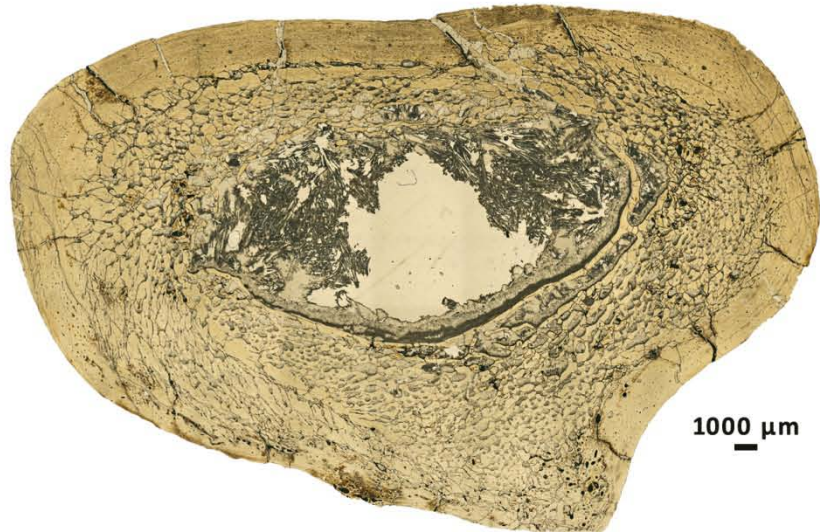




**Ryc. 49 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości udowej ZPAL Ab III 241. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** okolice periosteum z widocznymi liniami wstrzymanego wzrostu oraz zewnętrzną blaszką okalającą (nikole rozkrzyżowane), **C)** ten sam fragment kości korowej co A, z widoczną kością pseudowarstwową (nikole skrzyżowane), **D)** fragment kości gąbczastej pokazujący conajmniej dwie generacje przebudowy Haversa (nikole skrzyżowane), **E)** fragment kości gąbczastej z widocznymi pozostałościami kości z wcześniejszych etapów ontogenezy w obrębie niektórych beleczek (nikole skrzyżowane). Objasnienia: **EFS/OCL**-zewnętrzna blaszka okalająca, **Hv1**-wcześniejsza generacja przebudowy Haversa, **LAG**-linia wstrzymanego wzrostu, **LB**-kość blaszkowata, **PFB**-kość pseudowarstwowa, **rc**-pustka resorpcyjna.

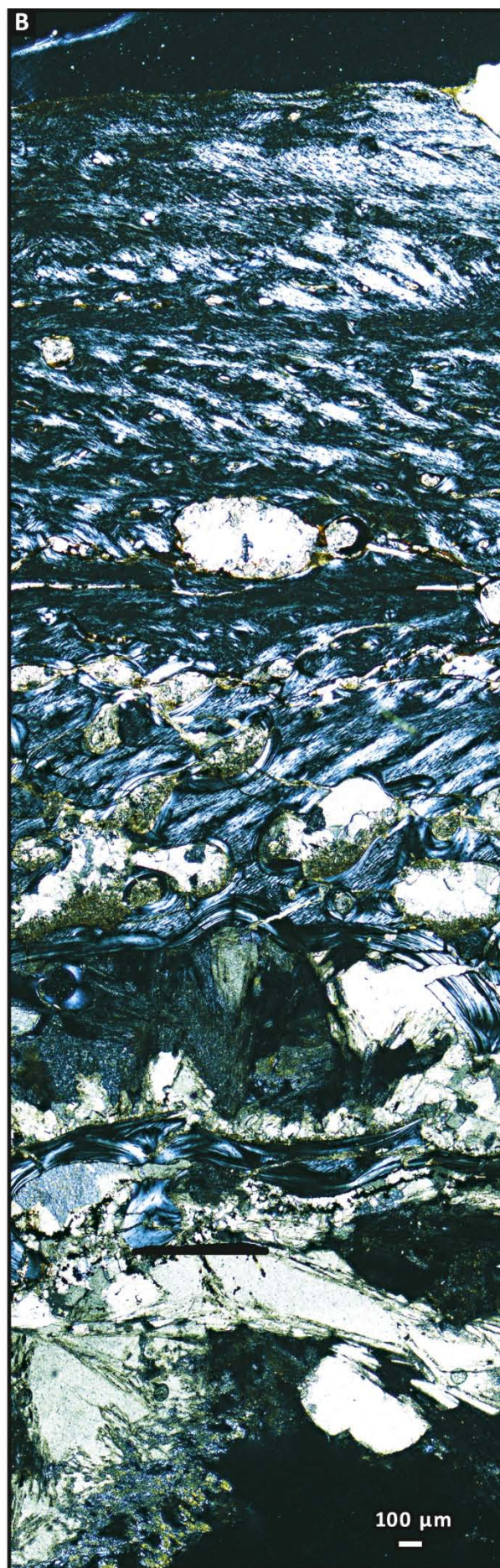


**A**



**Ryc. 50 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości udowej ZPAL Ab III 241 przy nikolach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum, **rc**-pustka resorpcyjna.

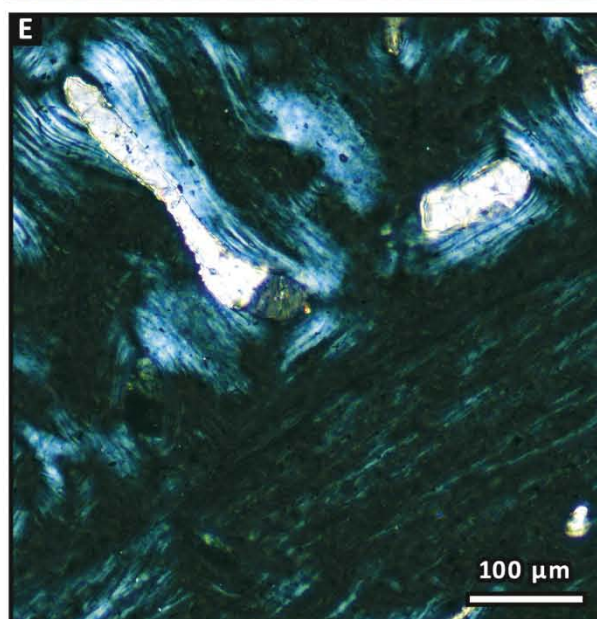
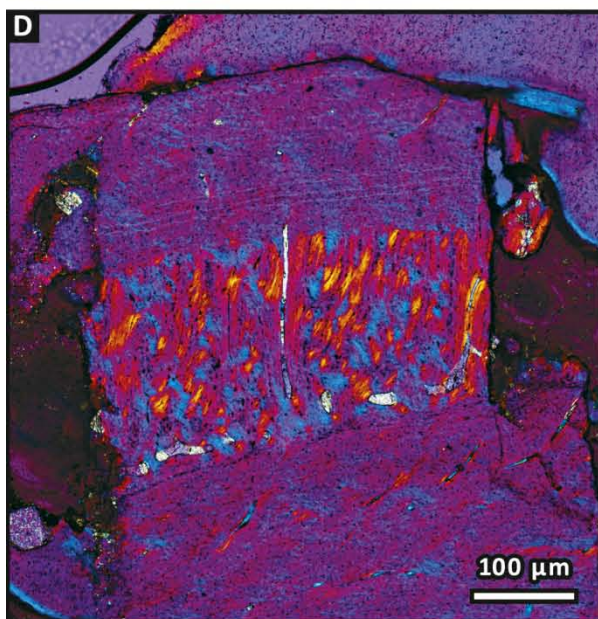
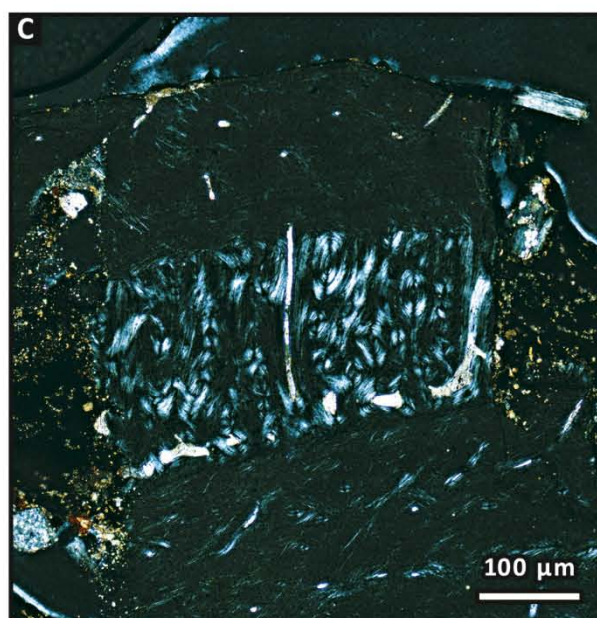
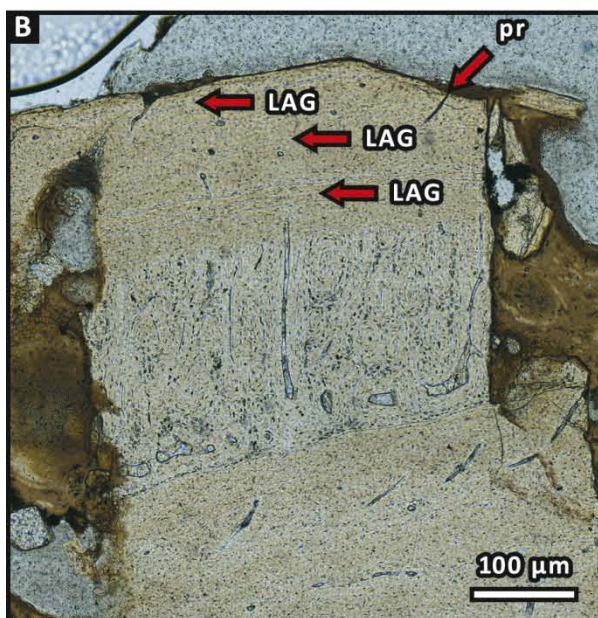
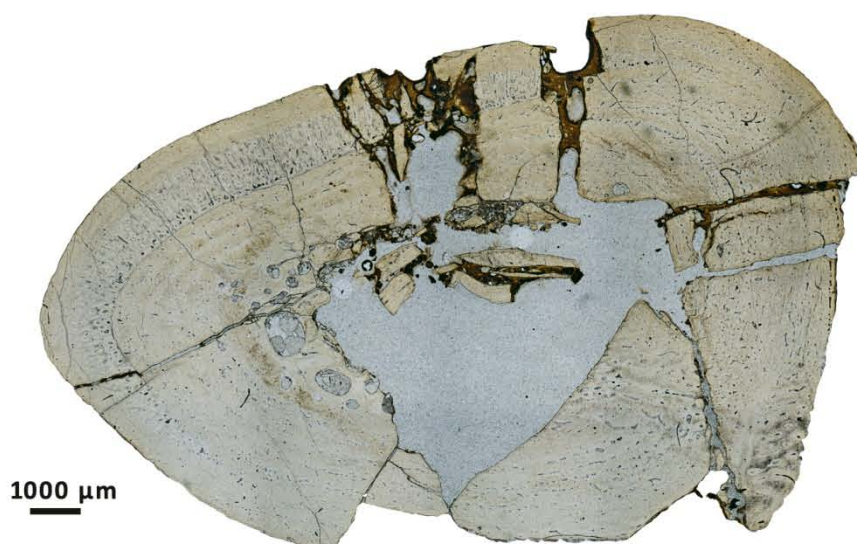






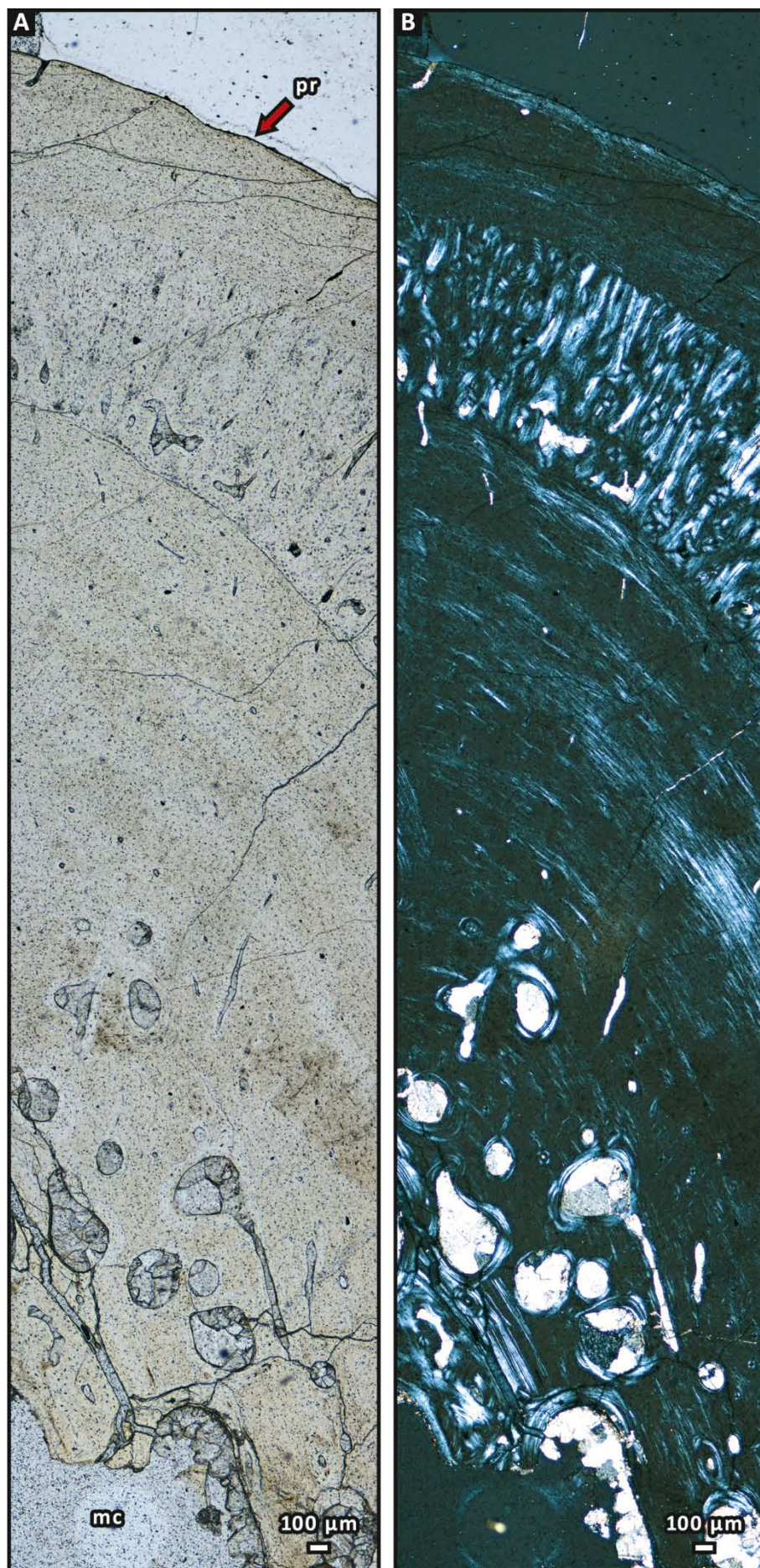
**Ryc. 51 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości strzałkowej ZPAL Ab III 750. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** okolice periosteum z widocznym fragmentem półksiężycowatej struktury o odmiennej budowie w stosunku do pozostałej części kości korowej (nikole rozkrzyżowane), **C)** ten sam fragment kości korowej, co B przy nikolach skrzyżowanych, **D)** ten sam wycinek szlifu, co B i C przy nikolach skrzyżowanych z użytą ćwierćfalówką oraz gipsówką, **E)** kontakt półksiężycowatej struktury i korteksu zbudowanego z kości pseudowarstwowej. Objasnienia: **LAG**-linia wstrzymanego wzrostu, **pr**-periosteum

**A**



**Ryc. 52 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości strzałkowej ZPAL Ab III 750 przy nikolach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum, **rc**-pustka resorpcyjna.

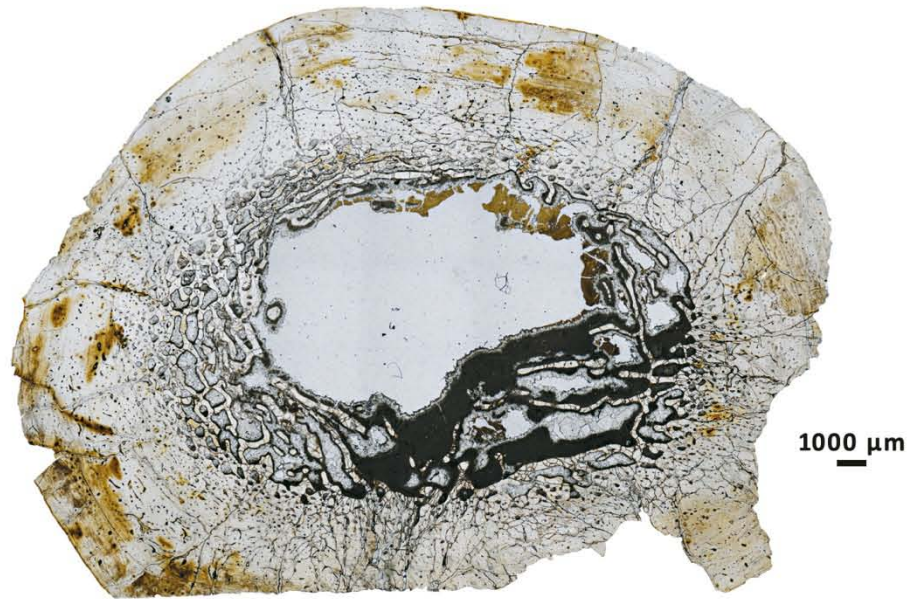




**Ryc. 53 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości ramieniowej ZPAL Ab III 261. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** powiększony fragment ścianki kości w okolicy jamy szpikowej ze stounkowo dobrze rozwiniętą kością gąbczastą (nikole rozkrzyżowane), **C)** fragment kości korowej z wyraźnie widocznymi strukturami związanymi z okresowymi spadkami, a nawet wstrzymywaniem tempa wzrostu (nikole rozkrzyżowane), **D)** fragment kości korowej z widoczną kością pseudowarstwową (o równolegle ułożonych włóknach kolagenu) (nikole skrzyżowane). Objaśnienia: **annulus**-strefa o spowolnionym tempie wzrostu (tzw.pierścień), **LAG**-linia wstrzymanego wzrostu, **mc**-jama szpikowa, **PFB**-kość pseudowarstwowa, **rc**-pustka resorpcyjna, **zone**-strefa o normalnym tempie wzrostu (tzw. zona)



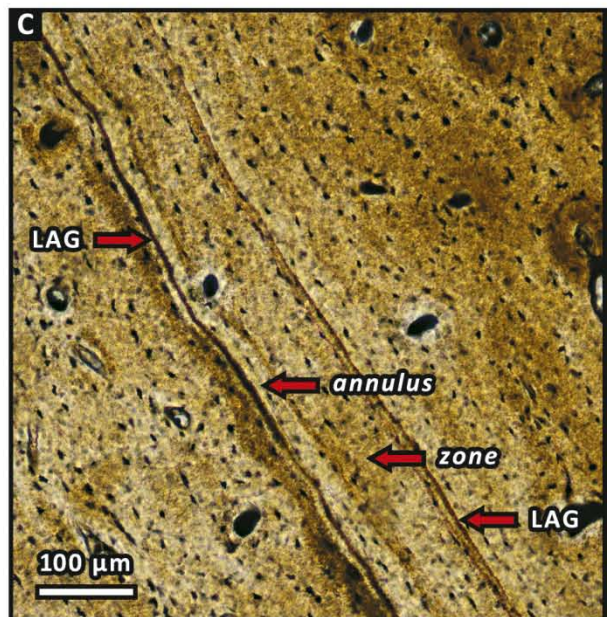
**A**



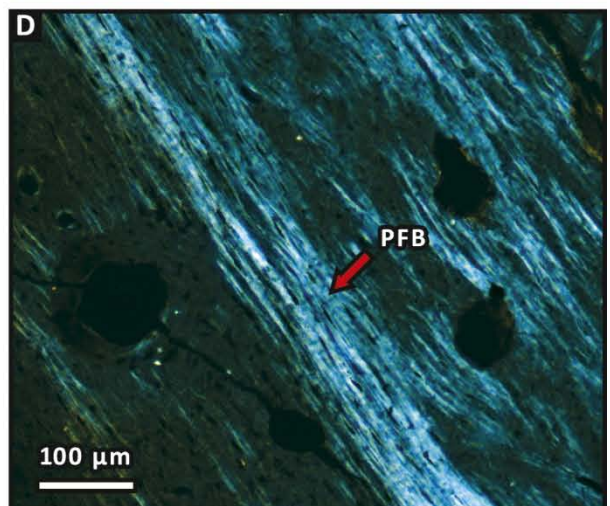
**B**



**C**

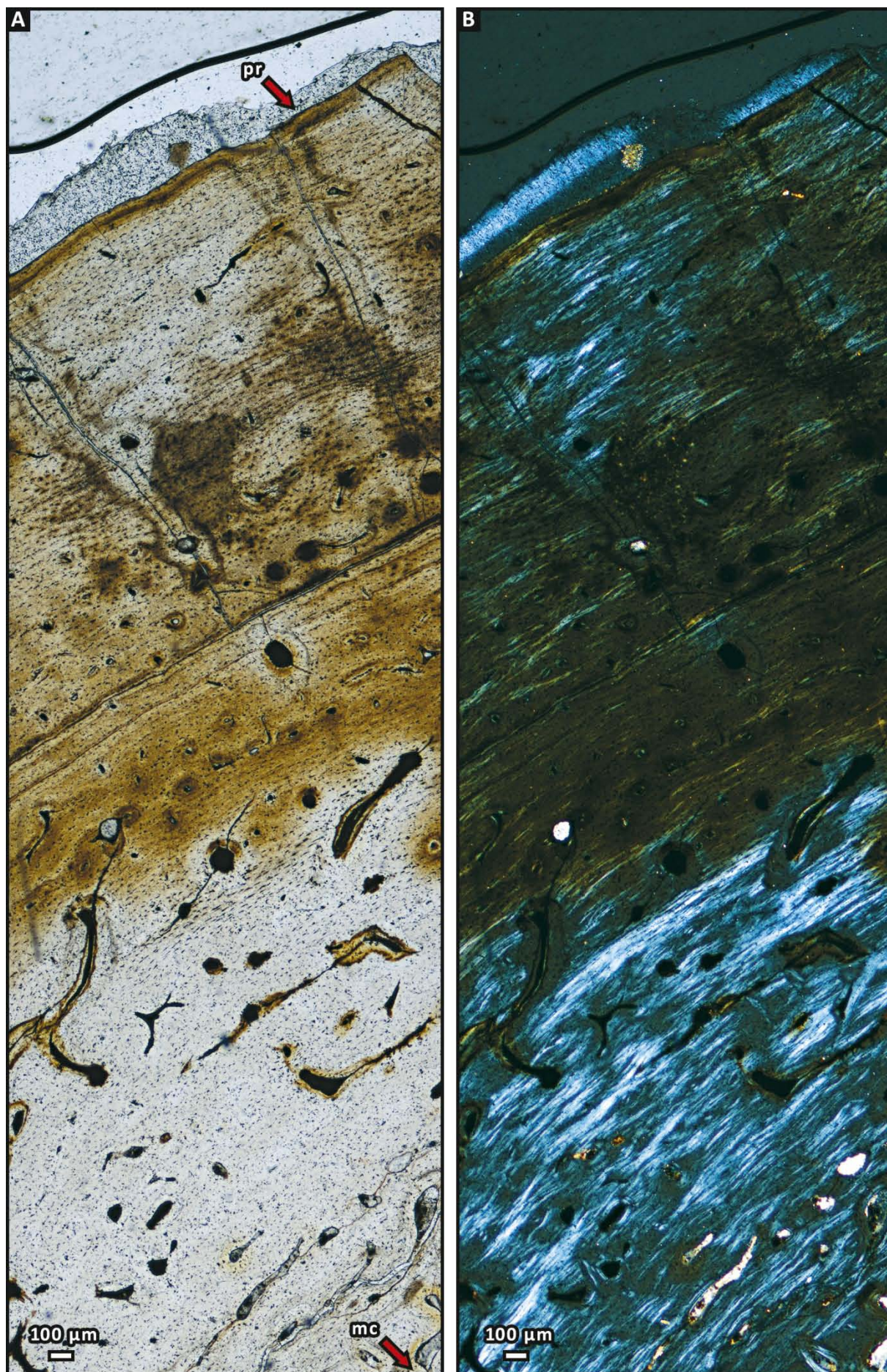


**D**



**Ryc. 54 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości ramiennej ZPAL Ab III 261 przy nikołach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum.

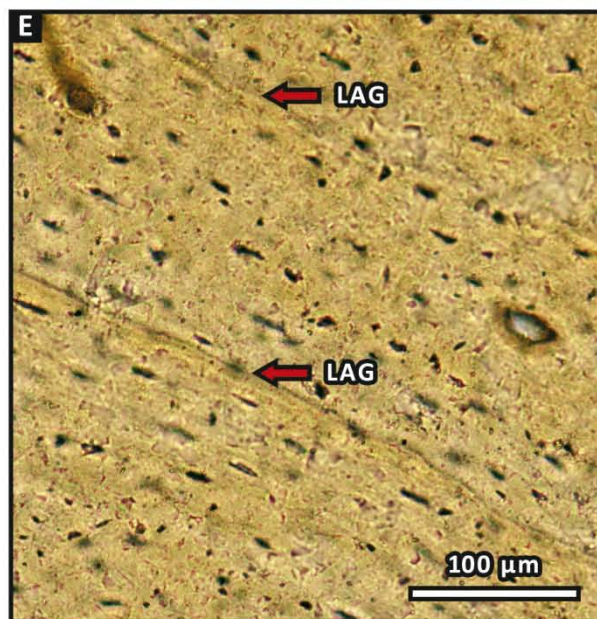
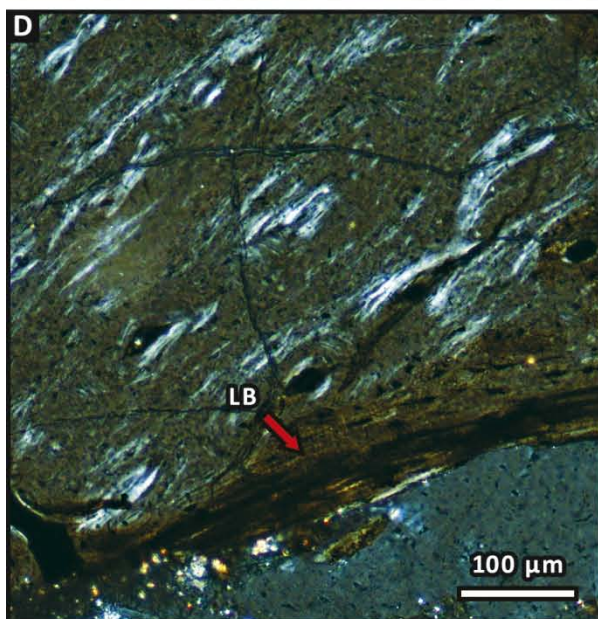
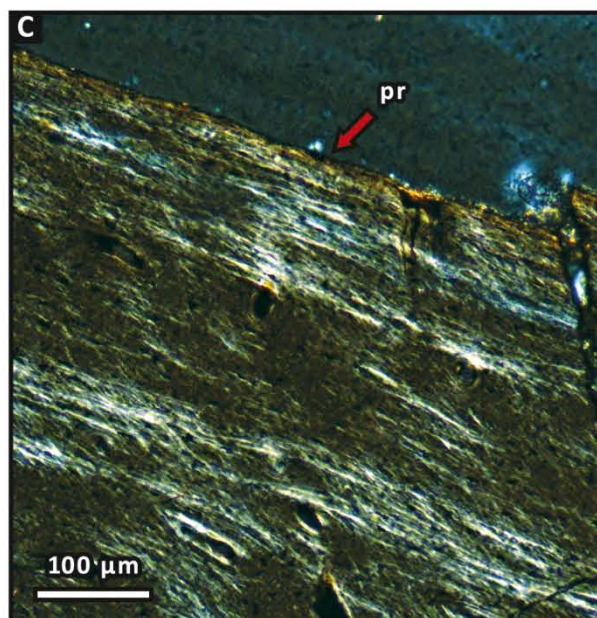
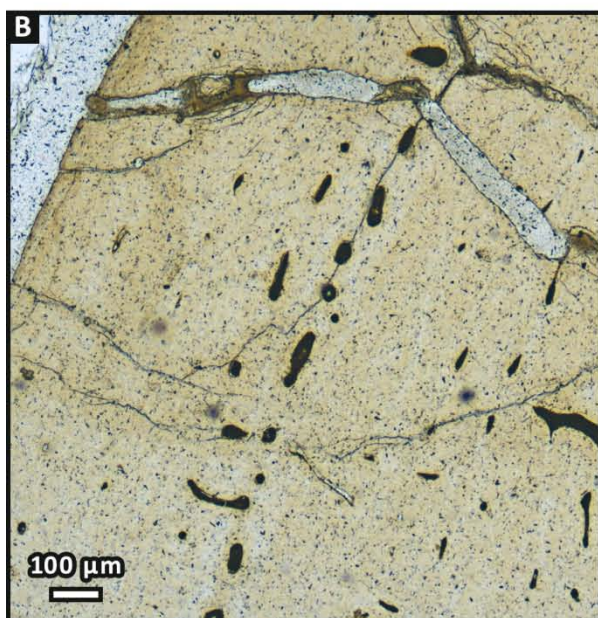
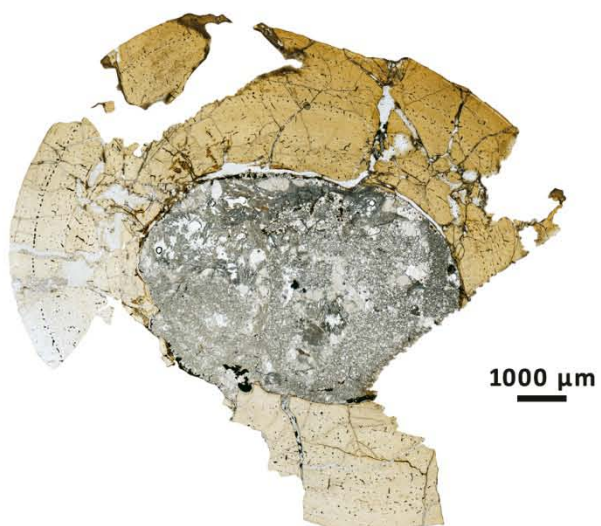






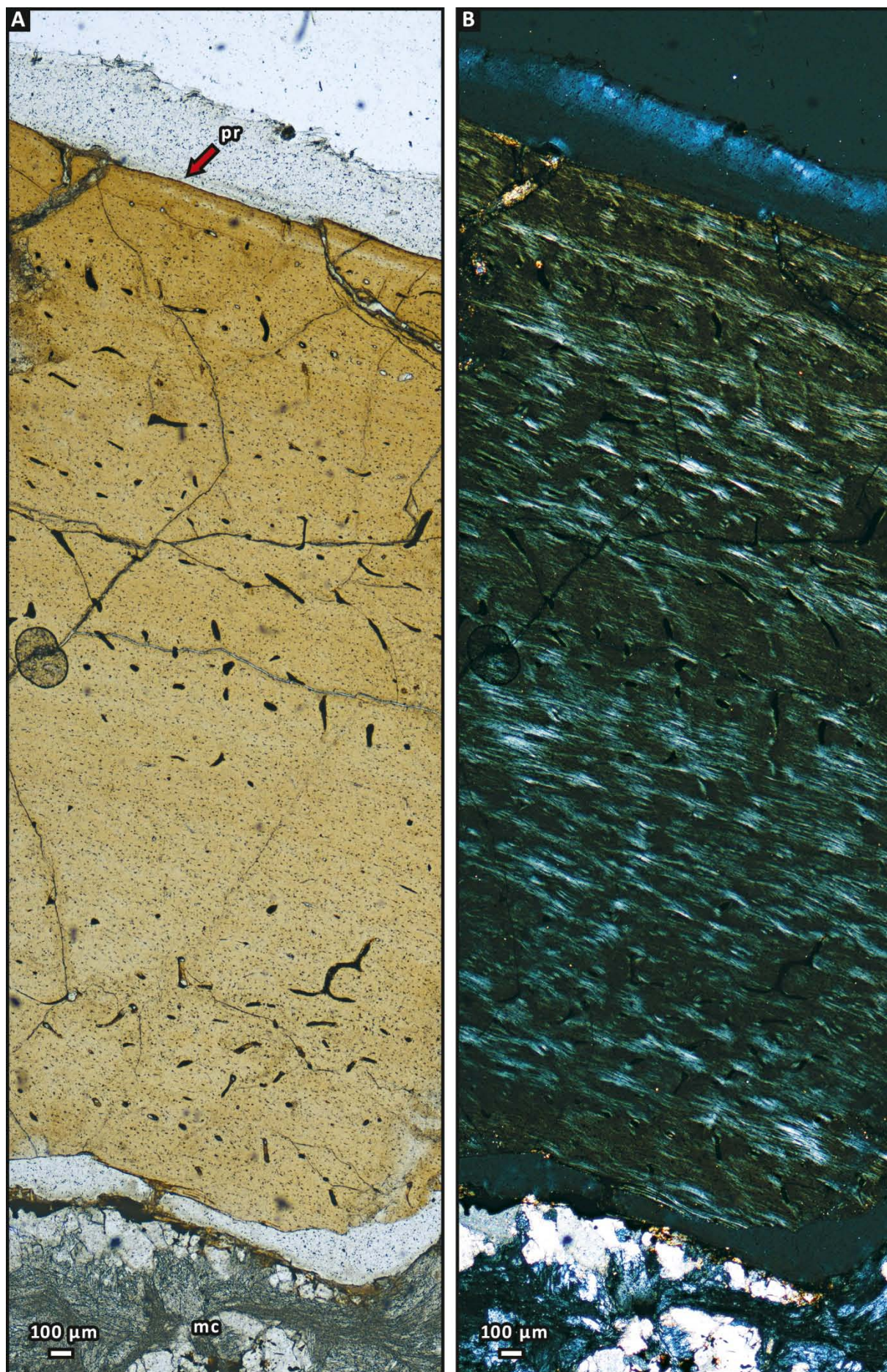
**Ryc. 55 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości ramieniowej ZPAL Ab III 714b. **A)** ogólny wygląd szlif (nikole rozkrzyżowane), **B)** fragment kości korowej z koncentrycznie ułożonymi względem osi długiej kości kanałami dla naczyń krwionośnych (nikole rozkrzyżowane), **C)** fragment kości korowej w okolicy periosteum zbudowany głównie z kości o równolegle ułożonych włóknach kolagenu (nikole skrzyżowane), **D)** fragment ścianki kości w okolicy jamy szpikowej z widoczną wewnętrzną blaszką okalającą (nikole skrzyżowane), **E)** kość korowa z widocznymi strukturami będącymi najprawdopodobniej liniami wstrzymanego wzrostu (nikole rozkrzyżowane). Objasnienia: **LAG**-linia wstrzymanego wzrostu, **LB**-kość blaszkowata, **pr**-periosteum.

**A**



**Ryc. 56 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości ramieniowej ZPAL Ab III 714b przy nikołach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum.



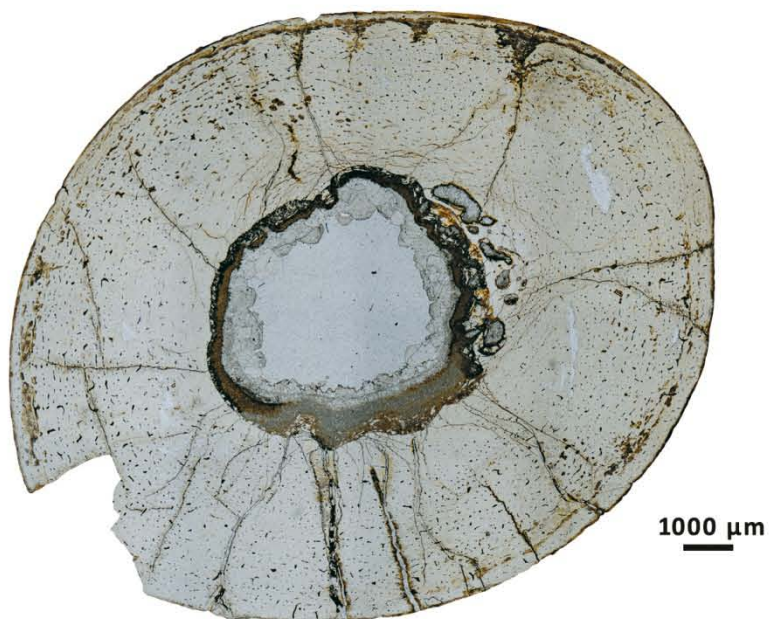




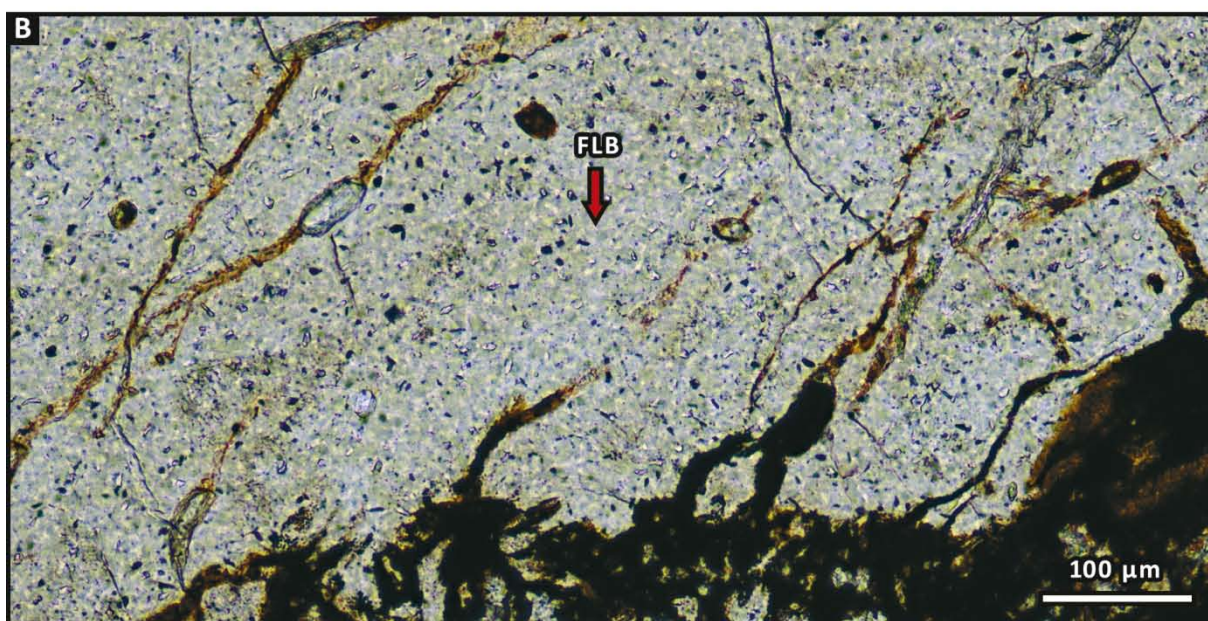
**Ryc. 57 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kości ramieniowej ZPAL Ab III 258. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** powiększony fragment kości korowej w okolicy jamy szpikowej zbudowany z kości włóknisto-blaszkowatej (nikole rozkrzyżowane), **C)** fragment kości korowej w okolicy periosteum zbudowany z kości o równolegle ułożonych włóknach kolagenu (nikole skrzyżowane). Objasnienia: **FLB**-kość włóknisto-blaszkowata, **PFB**-kość o równolegle ułożonych włóknach kolagenu, **pr**-periosteum.



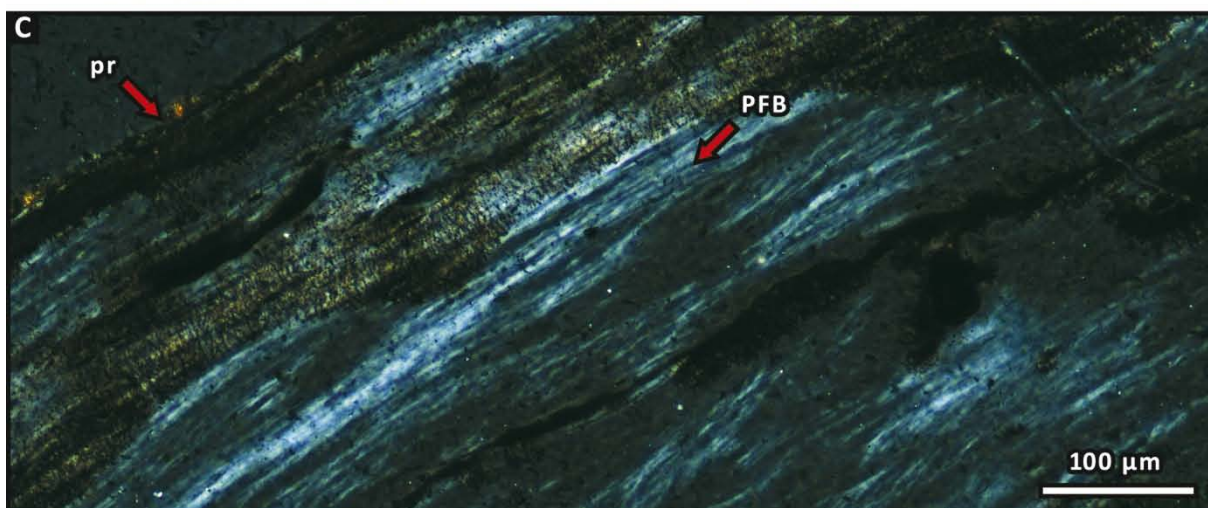
**A**



**B**



**C**



**Ryc. 58 (na następnej stronie).** Przekrój przez ściankę kości ramiennej ZPAL Ab III 258 przy niołach rozkrzyżowanych (**A**) i skrzyżowanych (**B**). Objaśnienia: **mc**-jama szpikowa, **pr**-periosteum.

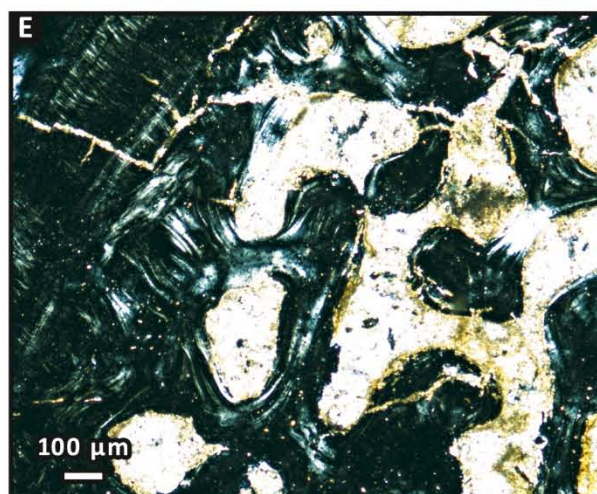
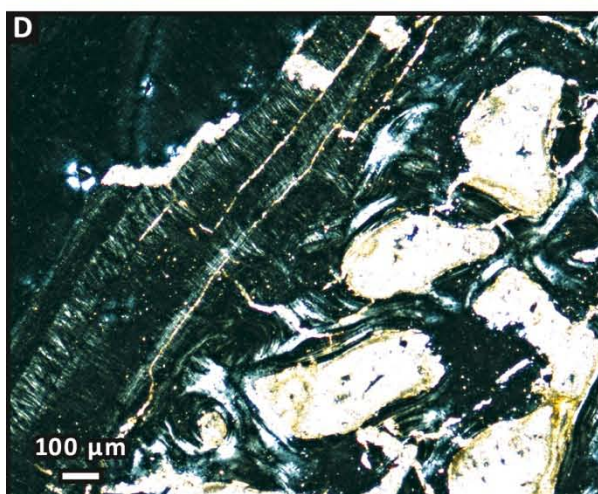
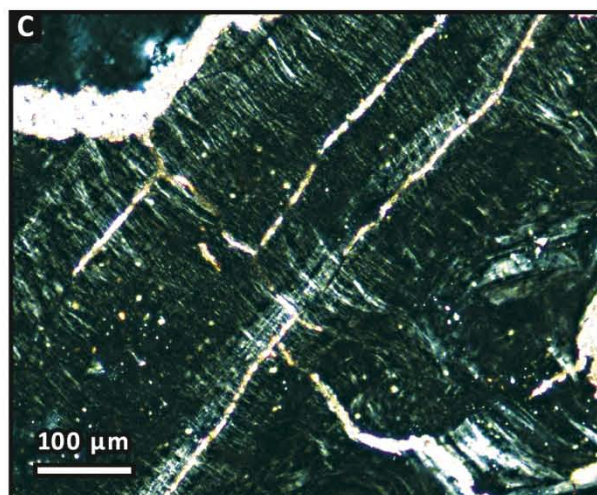
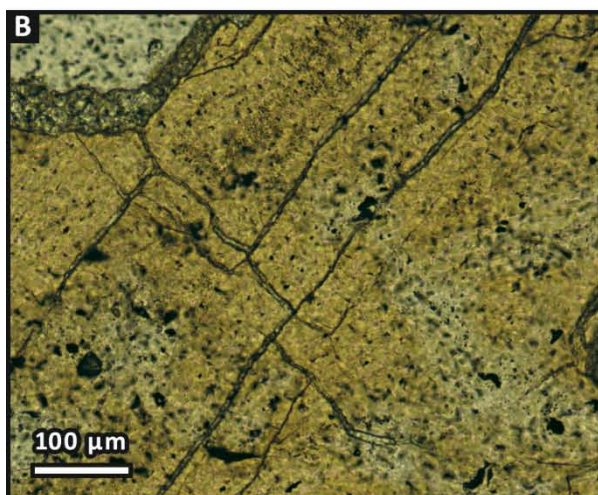
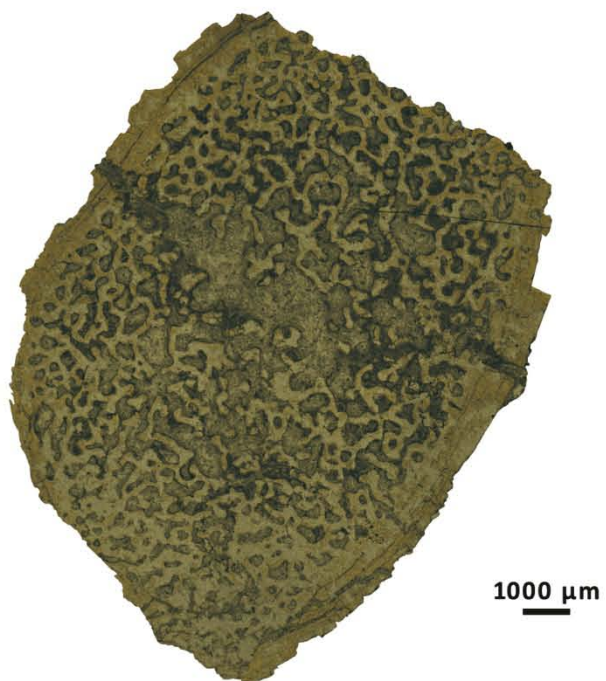






**Ryc. 59 (na następnej stronie).** Mikrostruktura żebra ZPAL Ab III 205. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** niewielkiej grubości kość korowa w okolicach periosteum zbudowana z kości pseudowarstwowej (nikole rozkrzyżowane), **C)** ten sam wycinek szlifu, co B przy nikolach skrzyżowanych, **D & E)** kontakt niewielkiej grubości korteksu z kością gąbczastą przy nikolach skrzyżowanych.

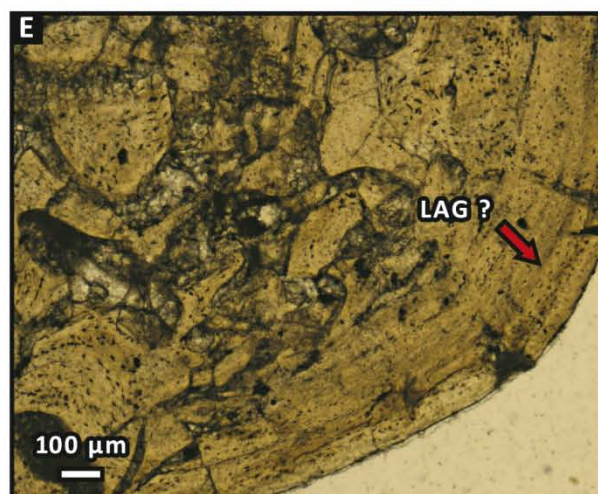
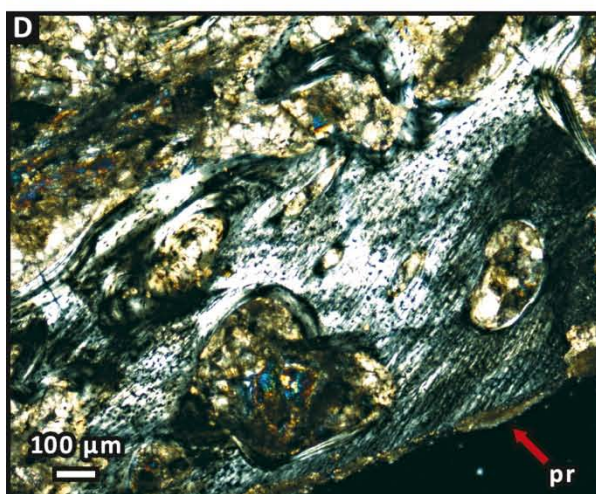
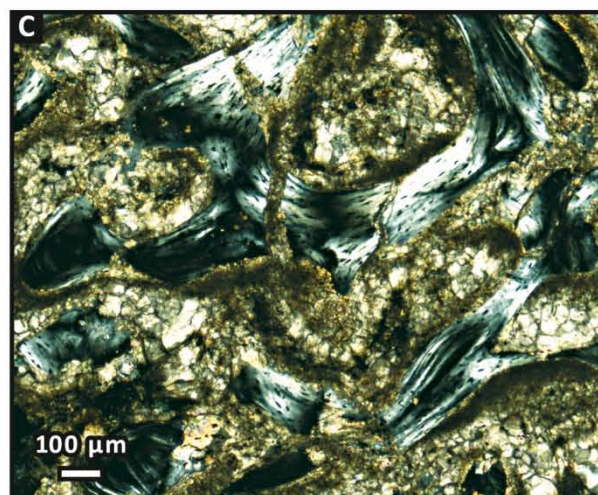
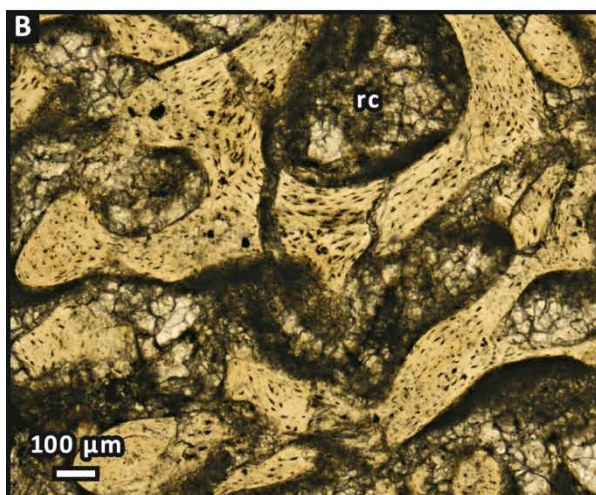
**A**



**Ryc. 60 (na następnej stronie).** Mikrostruktura żebra ZPAL Ab III 779-1. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** beleczki kostne kości gąbczastej z widocznymi jamkami kostnymi (nikole rozkrzyżowane), **C)** ten sam fragment szlifu, co B obserwowany przy nikolach skrzyżowanych, **D)** pozostałości kości korowej w okolicach periosteum (nikole skrzyżowane), **E)** kość korowa z widocznymi liniami wstrzymanego wzrostu. Objasnienia: **LAG**-linia wstrzymanego wzrostu, **pr**-periosteum, **rc**-pustka resorpcyjna.



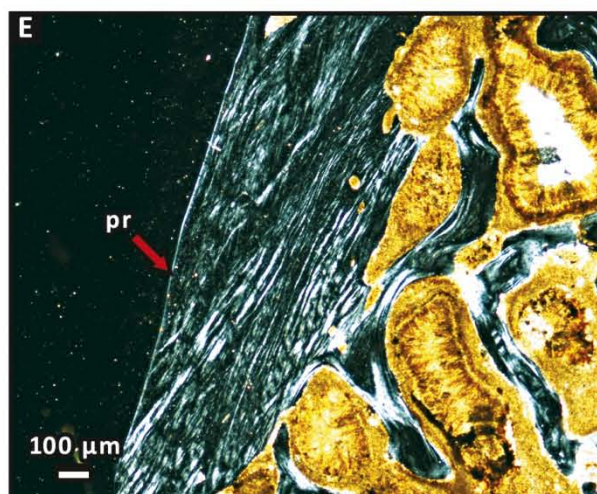
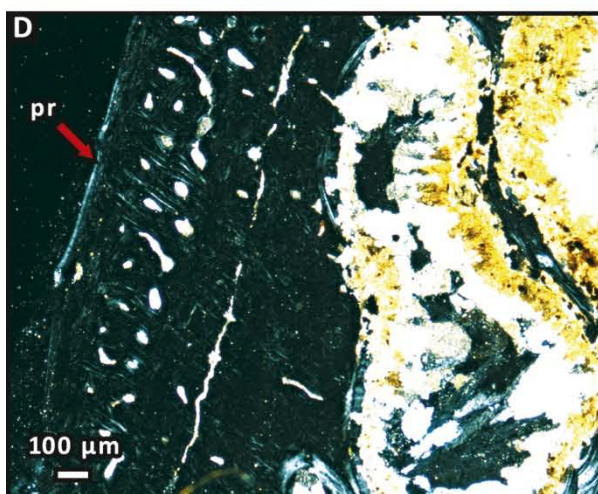
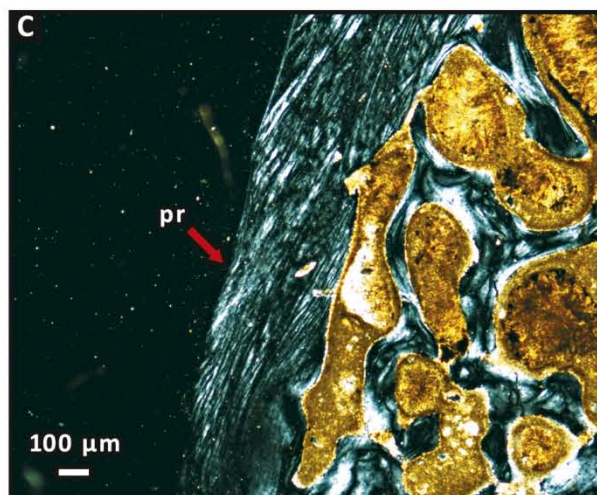
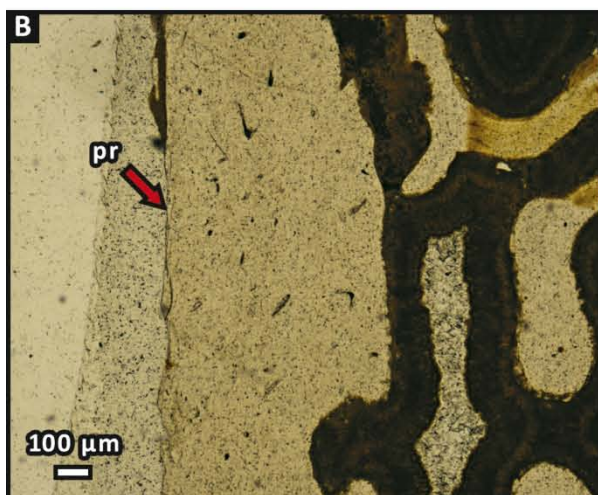
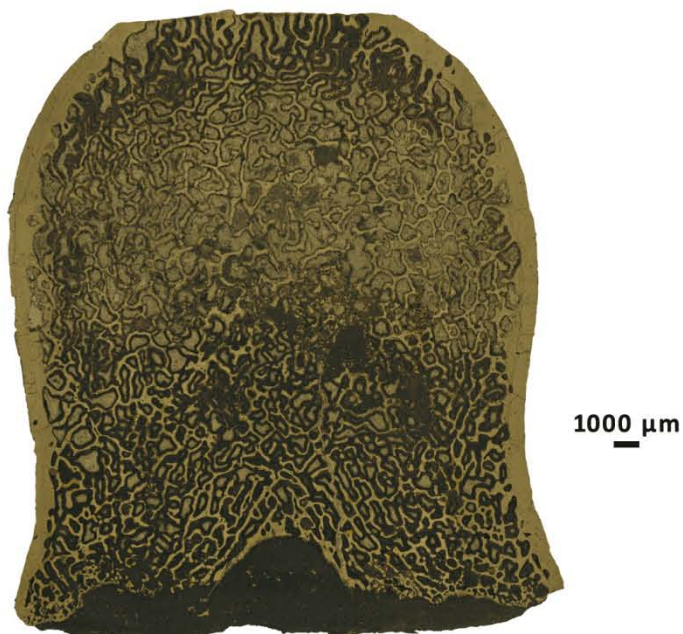
**A**



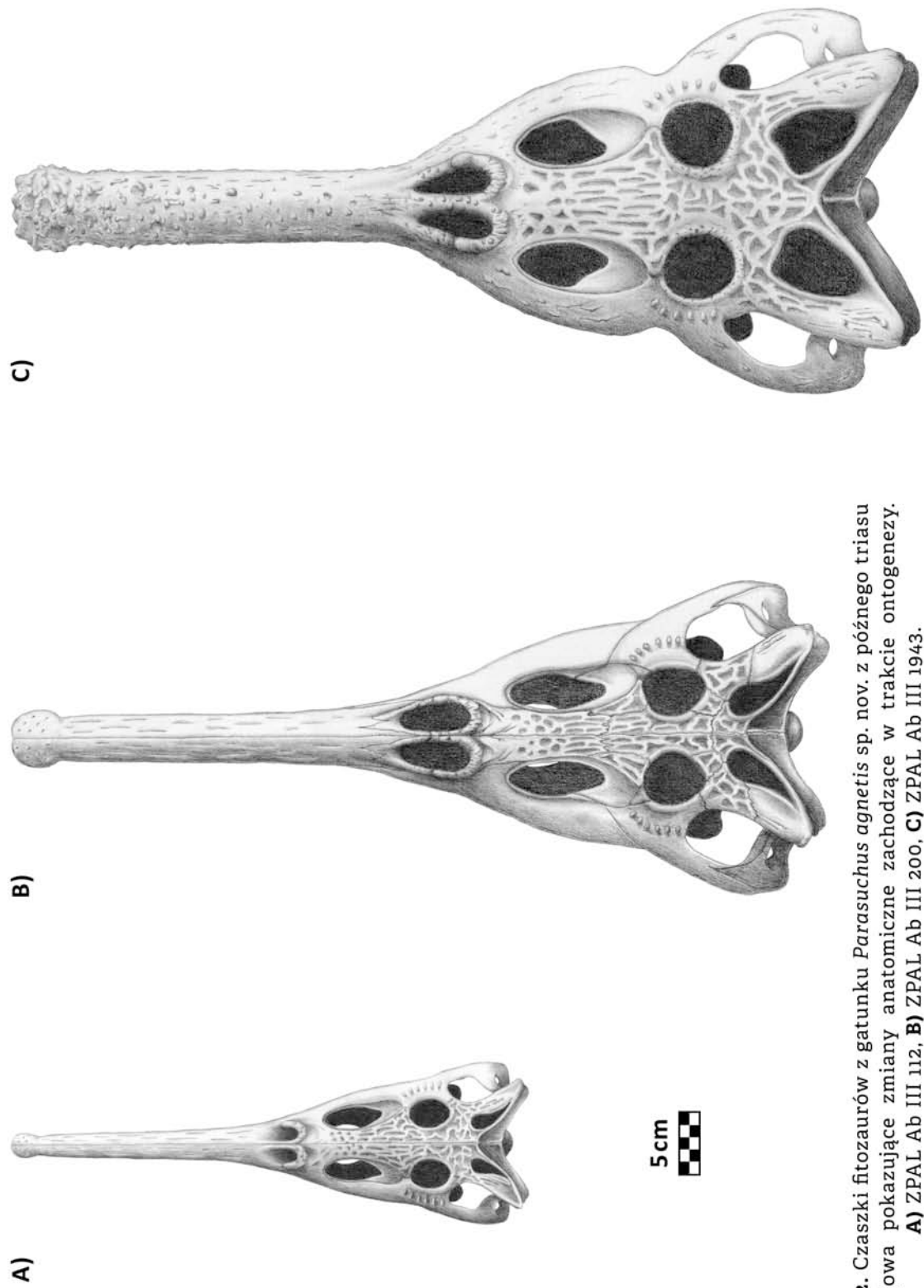
**Ryc. 61 (na następnej stronie).** Mikrostruktura kręgu ZPAL Ab III 790. **A)** ogólny wygląd szlifu (nikole rozkrzyżowane), **B)** kość korowa zbudowana z kości włóknisto-blaszkowatej (nikole rozkrzyżowane), **C)** okolice periosteum ukazujące beleczki kostne kości gąbczastej oraz kość korową (nikole skrzyżowane), **D)** fragment dobrze unaczynionej kości korowej (nikole skrzyżowane), **E)** okolice periosteum z widoczną kością gąbczastą i kością korową (nikole skrzyżowane). Objasnienia: **pr**-periosteum.



**A**







**Ryc. 62.** Czaszki fitozaurów z gatunku *Parasuchus agnetis* sp. nov. z późnego triasu Krasiejowa pokazujące zmiany anatomiczne zachodzące w trakcie ontogenezy. **A)** ZPAL Ab III 112, **B)** ZPAL Ab III 200, **C)** ZPAL Ab III 1943.



PRZYNALEŻNOŚĆ SYSTEMATYCZNA	TAKSON	NA PODSTAWIE	WYSTĘPOWANIE W GÓRNYM TRIASIE KRASIEJOWA
Archosauromorpha	Archosauriformes	<i>Erythrosuchus africanus</i> Broom, 1905	Cruickshank 1978
		<i>Turfanosuchus dabanensis</i> Young, 1953	Wu & Russell 2001
		<i>Arizonasaurus babbitti</i> Welles, 1947	Nesbitt 2005
		<i>Poposaurus gracilis</i> Mehl, 1915	Weinbaum & Hungerbühler 2007
		<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower, 1999	Gower 1999, 2002 Gower & Schoch 2009
	Rauisuchia	<i>Arganasuchus dutuiti</i> Jalil & Peyer, 2007	Jalil & Peyer 2007
		<i>Polonosuchus silesiacus</i> (Sulej, 2005)	Sulej 2005, Brusatte et al. 2009 obserwacje własne
		<i>Postosuchus kirkpatricki</i> Chatterjee, 1985	Chatterjee 1985
	Aetosauria	<i>Stagonolepis olenkae</i> Sulej, 2009	Sulej 2009 obserwacje własne
		<i>Silesaurus opolensis</i> Dzik, 2003	Dzik 2003, Piechowski & Dzik 2010 obserwacje własne
	Dinosauria		

**Tab. 1.** Taksony należące do Archosauromorpha użyte do porównań osteologicznych przy opisie materiału kopalnego *Parasuchus agnetis* sp. nov. z późnego triasu Krasiejowa.



	ZPAL Ab III 241	ZPAL Ab III 515	ZPAL Ab III 692 + 733	ZPAL Ab III 722	ZPAL Ab III 723	ZPAL Ab III 727a & b	ZPAL Ab III 1688	ZPAL Ab III 2352	ZPAL Ab III 3212	ZPAL Ab III 1y
TFL	-	242,2	210,5	284	208,5	-	250,1	-	201	168
TSL	101	-	-	-	-	-	-	24,4	-	-
MSD-AP	-	16,4	15,3	19,5	16,2	-	18,9	24,2	16,1	13,4
MSD-ML	-	31,5	28,8	35	26	-	33	27	29,3	18,6
TD	25,5	21,6	22	27	23,2	19,7	30,5	-	23,9	17,9
PEL	69	57,7	51,5	71,1	51,3	48,6	59,2	-	-	35,6
TL	72,8	55,2	43	69,4	49,4	46,9	59,3	-	-	41,5
SL	101	-	-	-	-	60,8	140,2	110,3	103,6	-
MCL	-	31,8	28,3	41,5	28,3	25	28,5	-	29,4	18,6
LCL	-	38	32,3	50,9	32,9	30,8	40	-	33,6	23,1
	szlif					szlif	szlif	szlif	szlif	

**Tab. 2.** Pomiary kości udowych fitozaurów z późnego triasu Krasiejowa z zaznaczonymi okazami, z których wykonano szlify. Objasnienia: **TSL**-całkowita długość okazu (gdy okaz nie jest kompletny, contra **TFL**), **TD**-niewiemcotozawielkość. Pozostałe objaśnienia na Ryc. 37.





	ZPAL Ab III 111	ZPAL Ab III 112	ZPAL Ab III 200	ZPAL Ab III 1943	1931 X 501	1931 X 502	MNHM ALM 1 (ALM 286)	FMNH UC 632	ISI R 42 ?
TSL	-	466	655	712	631	-	275	774,7	585
RL	-	194	319	320	310,6	-	122,6	403,5	305
PNL	253,3	208	295	325	158,2	221,8	121,4	321,6	249
ENL	43,9	34,8	49,5	63,3	32,6	40	17,4	51,1	42
WNL	19,9	9	15,1	24,4	16,8	13	5,2	16,4	10,2
ENA	17,3	18,1	27,3	37,6	3	20,5	23,2	22,4	9
SWE	39,1	30	61,1	73,9	42,1	36,4	17,2	69,5	36
AFL	102,2	57,9	98,9	-	-	81	-	114,4	90
LAF	74,4	40,5	78,2	-	-	56	-	89,9	66
SWA	80,3	45,5	74	143,8	61,4	63,6	23,8	114,9	54
FAF	24,1	16	21,3	-	-	17	-	25,3	12
AFO	7,4	5,3	6	-	11,8	5	10,7	7,7	11,4
OL	49,1	31,1	51,7	56,3	44	44	33,9	53,1	43,2
IOW	36,4	24,4	32,4	66,3	21,9	37,7	14,3	36,8	30
SWQ	208	122	176	244,4	188,3	200,7	-	208,5	180
SWO	149,2	83,5	157	-	100,2	116,4	62,5	175,8	96
RL / PNL	-	0,93	1,08	0,98	1,96	-	1,01	1,25	1,22

**Tab. 3.** Pomiary czaszek fitozaurów z późnego triasu Krasiejowa wraz z pomiarami materiału spoza Polski.  
 Objasnienia: 1931 X 501-Ebrachosuchus neukami, 1931 X 502-Francosuchus angustifrons, FMNH-Paleorhinus bransoni,  
 ISI-Parasuchus hislopi, MNHM ALM 1-Paleorhinus/Arganarhinus magnoculus, ZPAL-Paleorhinus agnetis sp. nov.



	ZPAL Ab III 258	ZPAL Ab III 261	ZPAL Ab III 262	ZPAL Ab III 712a & b	ZPAL Ab III 713	ZPAL Ab III 714a & b	ZPAL Ab III 725	ZPAL Ab III 258
TFL	-	-	-	-	-	-	-	-
TSL	83,3	92,3	100	47 px 37,4 ds	52,6	43,6 px 68,5 ds	-	59
MSD	-	-	20	-	-	16,3	21,6	-
PEL	73,3	73,3	-	43,5	47,5	-	79,4	-
TL	44,3	44,3	-	23,8	-	-	42,8	-
DEL	-	80,4	71,5	36,8	-	44,5	-	46,7
EL	-	36	19,6	16	-	-	-	19,6
	szlif	szlif				szlif		

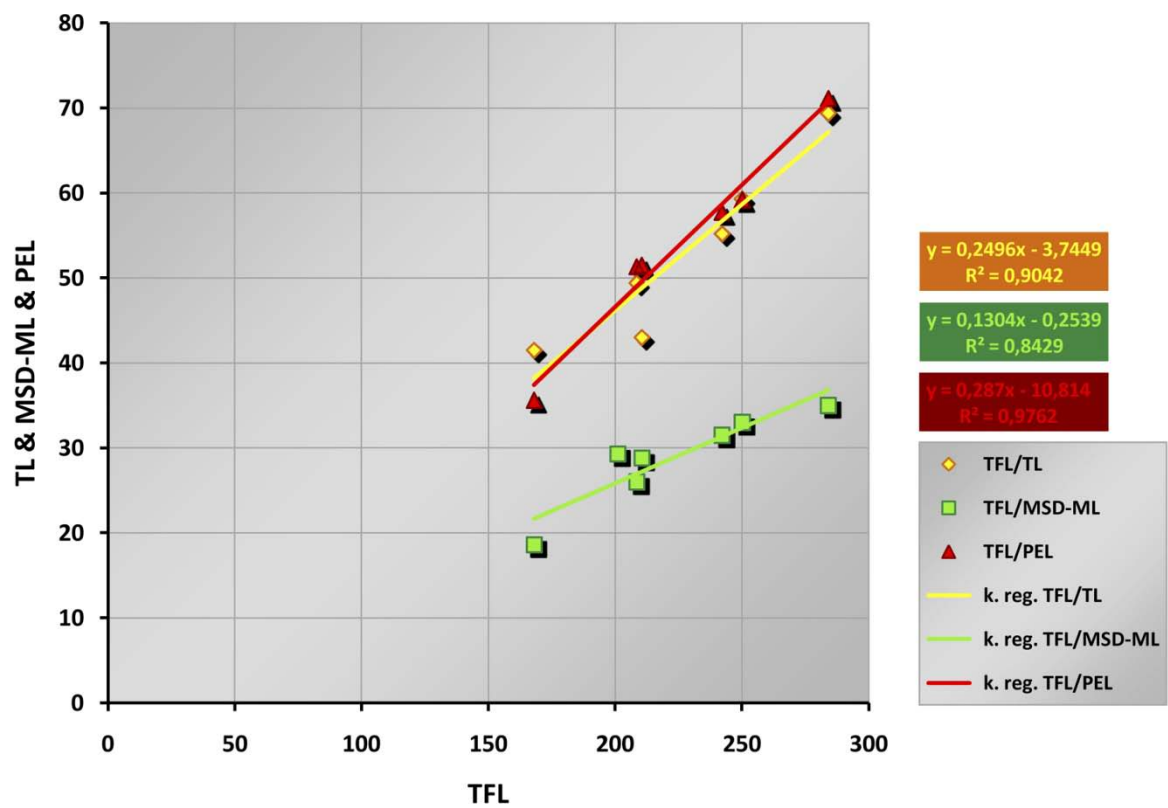
**Tab. 4.** Pomiary kości ramieniowych fitozaurów z późnego triasu Krasiejowa z zaznaczonymi okazami, z których wykonano szlify. Objasnienia: px-część bliższa okazu, ds-część dalsza okazu. Pozostałe objaśnienia na Ryc. 39.



	ZPAL Ab III 749	ZPAL Ab III 750	ZPAL Ab III 751
TFIL	178,1	-	-
TSL	-	111,6	41,7
MSD-AP	10	11,2	-
MSD-ML	13,1	16,1	-
PEW	22,5	27,7	21,9
PEL	11	12,7	11,2
DEW	27,4	-	-
DEL	13,7	-	-
	szlif		

**Tab. 5.** Pomiary kości strzałkowych fitozaurów z późnego triasu Krasiejowa z zaznaczonym okazem, z którego wykonano szlif. Objasnienia na Ryc. 40.

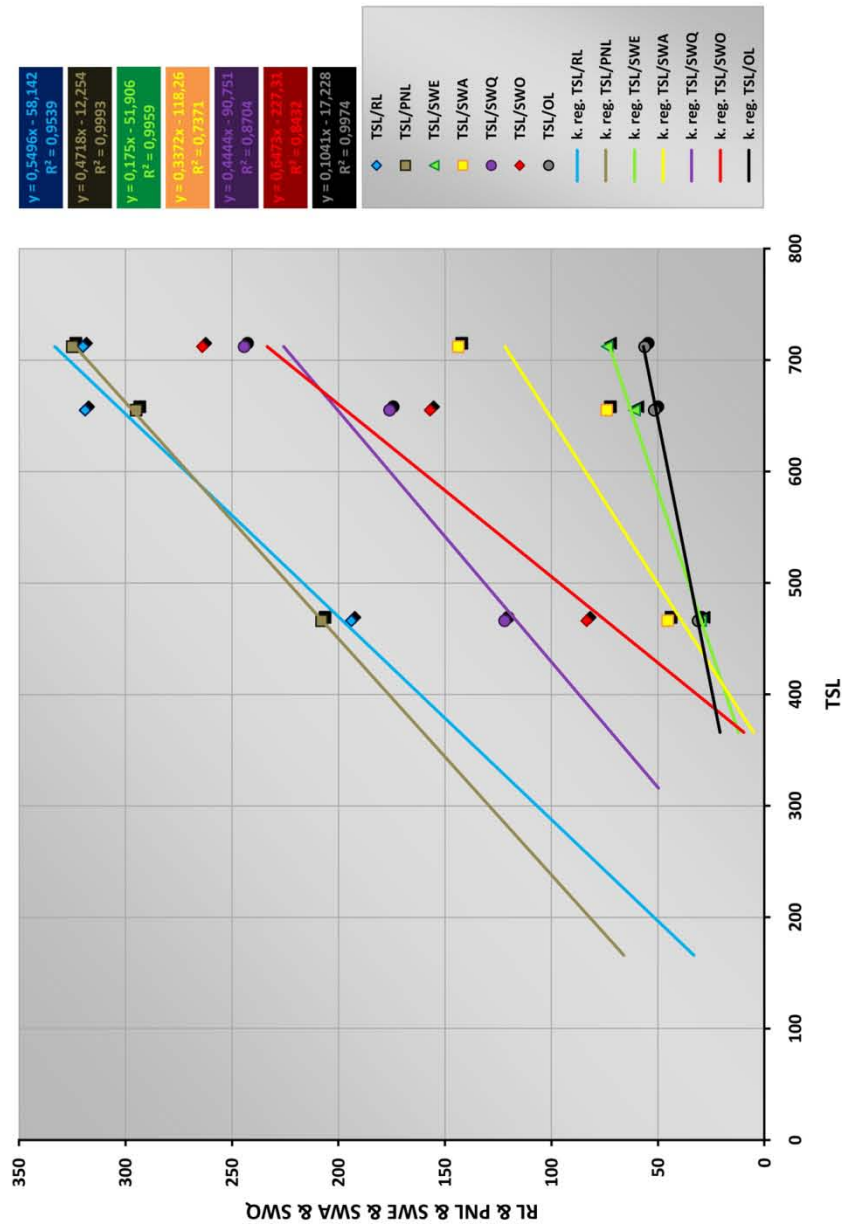




**Wyk. 1.** Wykres przedstawiający wzajemne zależności niektórych pomierzonych wielkości kości udowych fitozaurów z Krasiejowa względem całkowitej długości kości (TFL).







**Wyk. 2.** Wykres przedstawiający wzajemne zależności niektórych pomierzonych wielkości kości czaszek fitozaurów z Krasiejowa względem całkowitej długości czaszki (TSL).



# LITERATURA

ABEL, O. 1922. Die Schnauzenverletzungen der Parasuchier und ihre biologische Bedeutung (mit 10 Textfiguren). *Paleontologische Zeithschrift* **5** (1): 26-57.

ALLAIN, R. & CHURE, D. J. 2003. *Poikilopleuron bucklandii*, the theropod dinosaur from the Middle Jurassic (Bathonian) of Normandy. *Palaeontology* **45** (6): 1107-1121.

AMPRINO, R. 1947. La structure du tissu osseux envisage comme expression de differences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie* **58**: 315-330.

ANDERSON, H. T. 1936. The jaw musculature of the phytosaur, *Machaeropsopus*. *Journal of Morphology* **59** (3): 549-587.

BALLEW, K. L. 1989. A phylogenetic analysis of Phytosauria from the Late Triassic of the western United States. W: LUCAS, S. G. & HUNT, A. P. (eds.), *Dawn of the age of dinosaurs in the American Southwest*, New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque, 309-339.

BARRETT, P. M. & XU, X. 2012. The enigmatic reptile *Pachysuchus imprefectus* YOUNG, 1951 from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China. *Vertebrata Palasiatica* **50** (2): 151-159.

BARTOSIEWICZ, L. 2008. Taphonomy and palaeopathology in archaeozoology. *Geobios* **41**: 69-77.

BEHRENSMEYER, A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* **4** (2): 150-162.

BEHRENSMEYER, A. K., GORDON, K. D. & YANAGI, G. T. 1986. Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature* **319**: 768-771.

BENNETT, A. F. & DAWSON, W. R. 1976. Metabolism. W: GANS, C. & DAWSON, W. R. (eds.) *Biology of the Reptilia*, Academic Press, London, **5** (3): 127-223.

BHASKAR, A. & SHAH, S. 1996. Plastic deformation of forearm. *Journal of Postgraduate Medicine* **42** (3): 90-91.

BENTON, M. J. & CLARK, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. W: BENTON, M. J. (ed.) *Phylogeny and classification of the tetrapods*, vol. 1. *Systematics Association Special Volume* **35A**: 295-338. Clarendon Press, Oxford.

BODZIOCH, A. & KOWAL-LINKA, M. 2012. Unraveling the origin of the Late Triassic multitaxic bone accumulation at Krasiejów (S Poland) by diagenetic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **346-347**: 25-36.

BONAPARTE, J. F. 1971. *Cerritosaurus binsfeldi* Price, tipo de una nueva familia de tecodontes (Pseudosuchia-Proterochampsia). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias, suplemento* **43**: 417-422.

BONAPARTE, J. F. 1984. Locomotion in rauisuchid thecodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology* **3** (4): 210-218.

BORDEN, S. 1974. Traumatic bowing of the forearm in children. *Journal of Bone and Joint Surgery* **56A**: 611-616.

BORDEN, S. 1975. Roentgen recognition of acute plastic bowing of the forearm in children. *American Journal of Roentgenology* **125** (3): 524-530.

- BOTHA, J. & CHINSAMY, A. 2004. Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology. *Acta Palaeontologica Polonica* **49** (4): 619-627.
- BOTHA, J. & CHINSAMY, A. 2005. Growth patterns of *Thrinaxodon liorhinus*, a non-mammalian cynodont from the Lower Triassic of South Africa. *Palaeontology* **48** (2): 385-394.
- BRONOWICZ, R. 2009. Osteohistology of the basal phytosaur *Paleorhinus* from the Late Triassic of southern Poland – a preliminary results. 69<sup>th</sup> Annual meeting of the Society of Vertebrate Paleontology and the 57<sup>th</sup> Symposium of Vertebrate Paleontology and Comparative Anatomy **29** (3, Suppl.): 70A.
- BROOM, R. 1905. Notice of some New Reptile from the Karoo Beds of South Africa. *Records of the Albany Museum* **1**: 331-337.
- BRUSATTE, S. L., BUTLER, R. J., SULEJ, T. & NIEDŹWIEDZKI, G. 2009. The taxonomy and anatomy of rauisuchian archosaurs from the Late Triassic of Germany and Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* **54** (2): 221-230.
- BRUSATTE, S. L., BENSON, R. B. J. & XU, X. 2010a. The evolution of large-bodied theropod dinosaurs during the Mesozoic in Asia. *Journal of Iberian Geology* **36** (2): 275-296.
- BRUSATTE, S. L., BENTON, M. J., DESOJO, J. B. & LANGER, M. C. 2010b. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Paleontology* **8** (1): 3-47.
- BRUSATTE, S. L., NIEDŹWIEDZKI, G., BUTLER, R. J., SULEJ, T., **BRONOWICZ, R.** & SATKŪNAS, J. 2013. First record of Mesozoic terrestrial vertebrates from Lithuania: phytosaurs (Diapsida: Archosauriformes) from a Triassic clay-pit. *Geological Magazine* **150** (1): 110-122.
- BUFFETAUT, E. 1993. Phytosaurs in time and space. *Paleontologia Lombarda della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Nuova Serie* **2**, 39-44.

BUFFETAUT, E. & IGNAVAT, R. 1982. Phytosaur remains (Reptilia, Thecodontia) from the Upper Triassic of north-eastern Thailand. *Géobios* **15** (1): 7-17.

BUFFETATUT, E., CUNY, G. & LE LOEUFF, J. 1991, French dinosaur: the best record in Europe ? *Modern Geology* **16**: 17-42.

BUFFRÉNIL, V. de & CASTANET, J. 2000. Age estimation by skeletochronology in the Nile monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species. *Journal of Herpetology* **34** (3): 414-424.

BUFFRÉNIL, V. de & HÉMERY, G. 2002. Variation in longevity, growth, and morphology in exploited Nile Monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa. *Journal of Herpetology* **36** (3): 419-426.

BUFFRÉNIL, V. de, ASTIBIA, H., PEREDA-SUBERBIOLA, X., BERRETEAGA, A., BARDET, N. 2008. Variation in bone histology of Middle Eocene sirenians from western Europe. *Geodiversitas* **30** (2): 425-432.

BURMEISTER, K. C. 2000. Paleogeographic and biostratigraphic implications of new early Mesozoic terrestrial vertebrate fossils from Poamay site, central Morondava Basin, Madagascar. *Unpublished Master thesis, University of California, Santa Barbara*, 109 str.

CAMP, C. L. 1930. A study of the phytosaurs with description of new material from western North America. *Memoirs of the University of California* **10**: 1-161.

BUTLER, R. J. 2013. 'Francosuchus' *trauthi* is not Paleorhinus: implications for Late Triassic vertebrate biostratigraphy. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33** (4): 858-864.

BUTLER, R. J., BRUSATTE, S. L., REICH, M., NESBITT, S. J., SCHOCH, R. R. & HORNUNG, J. J. 2011. The sail-backed reptile *Ctenosauriscus* from the latest Early Triassic of Germany and the timing and biogeography of the early archosaur radiation. *PLoS ONE* **6**: 1-28.

BUTLER, R. J., RAUHUT, O. W. M., STOCKER, M. R. & BRONOWICZ, R. 2013. Redescription of the phytosaurs *Paleorhinus* ('Francosuchus') *angustifrons* and *Ebrachosuchus neukami* from

Germany, with implications for Late Triassic biochronology. *Zoological Journal of the Linnean Society* **170**: 155-208.

CAIL, W. S., KEATS, T. E. & SUSSMAN, M. D. 1978. Plastic bowing fracture of the femur in a child. *American Journal of Roentgenology* **130**: 780-782.

CAMP, C. L. 1930. A study of the phytosaurs with description of new material from western North America. *Memoirs of the University of California* **10**: 1-161.

CASE, E. C. 1922. New reptiles and stegocephalians from the Upper Triassic of Western Texas. *Carnegie Institution of Washington Publication* **321**: 1-84.

CASTANET, J. 1994. Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology* **40**: 174-192.

CASTANET, J. 2006. Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. *Comptes Rendus Palevol* **5**: 629-636.

CASTANET, J. & SMIRINA, E. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* **13** (11): 191-196.

CHAPMAN, R., WEISHAMPEL, D. B., HUNT, G. & RASSKIN-GUTMAN, D. 1997. Sexual dimorphism in dinosaurs. W: WOLBERG, D. L., STUMP, E. & ROSENBERG, G. D. (eds.) *Dinofest International: proceedings of a symposium held at Arizona State University*, 83-93.

CHATTERJEE, S. 1967. New and associated phytosaur material from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Bulletin of the Geological Society of India* **4**: 108-110.

CHATTERJEE, S. 1974. A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **267**: 209-261.

CHATTERJEE, S. 1978. A primitive parasuchid (Phytosaur) reptile from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Palaeontology* **21** (1): 83-127.

CHATTERJEE, S. 1982. Phylogeny and classification of thecodontian reptiles. *Nature* **295**: 317-320.

CHATTERJEE, S. 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of Tyrannosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **309**: 395-560.

CHATTERJEE, S. 2001. Case 3165 – *Parasuchus hislopi* LYDEKKER, 1885 (Reptilia, Archosauria): proposed replacement of the lectotype by a neotype. *The Bulletin of Zoological Nomenclature* **58** (1): 34-36.

CHAVEZ, C. A new phytosaur (Archosauria: Pseudosuchia) from the Late Triassic Dockum Group of Texas. Niepublikowana praca magisterska, Texas Tech University, Texas, USA, 85 str.

CHINSAMY, A. 1993. Image analysis and the physiological implications of the vascularization of femora in archosaurs. *Modern Geology* **19**: 101-108.

CHINSAMY, A. 1995. Ontogenetic changes in the bone histology of the Late Jurassic ornithopod *Dryosaurus lettowvorbecki*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15** (1): 96-104.

CHINSAMY, A. 1997. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. *Palaeontologia Africana* **33**: 29-35.

CHINSAMY, A. & RAATH, M. A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana* **29**: 39-44.

CHINSAMY, A., MARTIN, L. D. & DODSON, N. P. 1998. Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the Volant *Ichthyornis* from the Niobrara Chalk of western Kansas. *Cretaceous Research* **19**: 225-235.

COLBERT, E. H. 1947. Studies of the phytosaurs *Machaerops* and *Rutiodon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **88** (2): 53-96.



- CRUICKSHANK, A. R. I. 1978. The pes of *Erythrosuchus africanus* Broom. *Zoological Journal of the Linnean Society* **62**: 161-177.
- CRUICKSHANK, A. R. I, MARTILL, D. M. & NOÉ, L. F. 1996. A pliosaur (Reptilia, Sauropterygia) exhibiting pachyostosis from the Middle Jurassic of England. *Journal of the Geological Society, London* **153**: 873-879.
- CUBO, J., PONTON, M., LAURIN, M., MARGERIE, E. de & CASTANET, J. 2005. Phylogenetic signal in bone microstructure of sauropsids. *Systematic Biology* **54** (4): 562-574.
- DADLEZ, R. & KOPIK, J. 1963. Problem retyku w zachodniej Polsce na tle profilu w Książu Wielkopolskim. *Kwartalnik Geologiczny* **7** (1): 131-157.
- DAMIANI, R. J. 2000. Bone histology of some Australian Triassic temnospondyl amphibians: preliminary data. *Modern Geology* **24**: 109-124.
- DE GEER, G. 1934. Geology and Geochronology. *Geografiska Annaler (Stockholm)* **1**: 152.
- DILKES, D. & ARCUCCI, A. 2012. *Proterochampsia barrionuevoi* (Archosauriformes: Proterochampsia) from the Late Triassic (Carnian) of Argentina and phylogenetic analysis of Proterochampsia. *Palaeontology* **55** (4): 853-885.
- DOBRUSKINA, I. A. 1998. Lunz flora in the Austrian Alps – a standard for Carnian floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- DONG, Z. M. 1992. Dinosaurian faunas of China. Springer Verlag, Berlin, 188 pp.
- DOYLE, K. D. & SUES, H.-D. 1995. Phytosaurs (Reptilia: Archosauria) from the Upper Triassic New Oxford Formation of York County, Pennsylvania. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15**: 545-553.
- DUTUIT, J.-M. 1977. *Paleorhinus magnoculus*, phytosaure du Trias supérieur de l'Atlas Marocain. *Géologie Méditerranéenne* **IV** (3): 255-268.

DZIK, J. 2001. A new *Paleorhinus* fauna in the early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**: 625-627.

DZIK, J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23** (3): 556-574.

DZIK, J. & SULEJ, T. 2007. A review of the early Late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland. *Palaeontologia Polonica* **64**: 3-27.

DZIK, J., SULEJ, T., KAIM, A. & NIEDŹWIEDZKI, R. 2000. Późnotriasowe cmentarzysko kręgowców lądowych w Krasiejowie na Śląsku Opolskim. *Przegląd Geologiczny* **48**: 226-235.

ENLOW, D. H. 1963. Principles of bone remodeling. Charles C. Thomas, Springfield, 123 str.

ERICKSON, G. M. 2005. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. *TRENDS in Ecology and Evolution* **20** (12): 677-684.

ESPER, J. F. 1774. Ausführliche Nachrichten von neuentdeckten Zoolithen unbekannter vierfüssiger Thiere. Georg Wolfgang Knorr, Nürnberg.

EUDES-DESLONGCHAMPS, J. A. 1838. Mémoire sur le *Poikilopleuron bucklandi*, grand Saurien fossile, intermédiaire entre les Crocodiles et les Lézards. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie* **6**: 37-146.

FARA, E. & HUNGERBÜHLER, A. 2000. *Paleorhinus magnoculus* from the Upper Triassic of Morocco: a juvenile primitive phytosaur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes* **331**: 831-836.

FEIST-BURKHARDT, S., GÖTZ, A.E., SZULC J., BORKHATARIA, R., GELUK, M., HAAS, J., HORNUNG, J., JORDAN, P., KEMPF, O., MICHALÍK, J., NAWROCKI, J., REINHARDT, L., RICKEN, W., RÖHLING, H.-G., RÜFFER, T., TÖRÖK, Á., ZÜHLKE, R. 2008. Triassic. W: MCCANN, T. (Ed.), *The Geology of Central Europe. Volume 2: Mesozoic and Cenozoic*. Geological Society, London, 749-822.

- FIORILLO, A. R., PADIAN, K. & MUSIKASINTHORN, C. 2000. Taphonomy and depositional setting of the Placerias Quarry (Chinle Formation: Late Triassic, Arizona). *Palaios* **15**: 373-386.
- FOSTOWICZ-FRELIK, Ł. & SULEJ, T. 2009. The bone histology of the dinosaur *Silesaurus opolensis* and pseudosuchians from Late Triassic of Poland. *Lethaia* **43** (2): 137-148.
- FRAAS, E. 1896. Die schwäbischen Trias-Saurier nach dem Material der Kgl. Naturalien-Sammlung in Stuttgart zusammengestellt: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Festgabe des Königl. Nat.-Cabinets in Stuttgart, 42 Versammlung der Deutsch. Geologisch. Gesellsch. in Stuttgart, 1-18.
- FRANCILLON-VIEILLOT, H., BUFFRÉNIL, V. de, CASTANET, J., GERANDIE, J., MEUNIER, F. J., SIRE J. Y., ZYLBERBERG, L. L. & RICQLÈS, A. J. de 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. W: Carter, J. G. (Ed.), *Skeletal biomineralization: patterns, process and evolutionary trends 1*. Van Nostrand Reinhold, New York, 471-530.
- GATES, T. A. 2005. The Late Jurassic Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry as a drought-induced assemblage. *Palaios* **20** (4): 363-375.
- GAUTHIER, J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. W: Padian, K. (Ed.), *The origin of birds and the evolution of flight*. Memoirs of the California Academy of Sciences, San Francisco, 1-58.
- GAUTHIER, J. A., KLUGE, A. G. & ROWE, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* **4**: 105-209.
- GERMAIN, D. & LAURIN, M. 2005. Microanatomy of the radius and lifestyle in amniotes (Vertebrata, Tetrapoda). *Zoologica Scripta* **34** (4): 335-350.
- GERVAIS, P. M. 1859. Zoologie et paléontologie française, nouvelles recherches sur les animaux vertébrés (deuxième édition). Arthus Bertrand, Libraire-Éditeur. Paris, 544 str.

GIBBONS, J. W. 1976. Aging phenomena in reptiles. W: ELIAS, M. F., ELEFThERIOU, B. E. & ELIAS, P. K. (eds.) *Special review of experimental aging research*. EAR Inc., Bar Harbor: 453-475.

GOODWIN, M. & HORNER, J. R. 2004. Cranial histology of pachycephalosaurs (Ornithischia: Marginocephalia) reveals transitory structures inconsistent with head-butting behaviour. *Paleobiology* **30** (2): 253-276.

GOULD, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* **41**: 587-640.

GOW, C. E. 2000. The skull of *Protosuchus haughtoni*, an Early Jurassic crocodyliform from southern Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* **20** (1): 49-56.

GOWER, D. J. 1999. The cranial and mandibular osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* **280**: 1-44.

GOWER, D. J. 2000. Rauisuchian archosaurs (Reptilia, Diapsida): An overview. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **218** (3): 447-488.

GOWER, D. J. 2002. Braincase evolution in suchian archosaurs (Reptilia: Diapsida): evidence from the rauisuchian *Batrachotomus kupferzellensis*. *Zoological Journal of the Linnean Society* **136**: 49-76.

GOWER, D. J. & SCHOCH, R. R. 2009. Postcranial anatomy of the rauisuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **29** (1): 103-122.

GOZZI, E. & RENESTO, S. 2003. A complete specimen of *Mystriosuchus* (Reptilia, Phytosauria) from the Norian (Late Triassic) of Lombardy (Northern Italy). *Rivista Italiana di Palaeontologia e Stratigrafia* **109** (3): 475-498.

- GRAY, N.-M., KAINEC, K., MADAR, S., TOMKO, L. & WOLFE, S. 2007. Sink or swim ? Bone density as a mechanism for buoyancy control in early cetaceans. *Anatomical Record* **290**: 638-653.
- GREGORY, J. T. 1962. The genera of phytosaurs. *American Journal of Science* **260**: 652-690.
- GREGORY, J. T. 1969. Evolution und interkontinentale Beziehungen der Phytosauria (Reptilia). *Paläontologische Zeitschrift* **43**: 37-51.
- GRIFFITH, J. F., TONG, M. P., HUNG, H. Y. & KUMTA, S. M. 2005. Plastic deformation of the femur: cross-sectional imaging. *American Journal of Roentgenology* **184**: 1495-1498.
- GRUSZKA, B. & ZIELIŃSKI, T. 2008. Evidence for a very low-energy fluvial system: a case study from the dinosaur-bearing Upper Triassic rocks of Southern Poland. *Geological Quarterly* **52** (3): 239-252.
- HANNA, R. R. 2002. Multiple injury and infection in a sub-adult theropod dinosaur *Allosaurus fragilis* with comparisons to allosaur pathology in the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry collection. *Journal of Vertebrate Paleontology* **22** (1): 76-90.
- HASSE, C. 1878. Die fossilen wirbel. Morphologische studien. Die histologie fossiler reptilwirbel. *Morphologische Jahrbuch* **4**: 480-502.
- HAYASHI, S., CARPENTER, K & SUZUKI, D. 2009. Different growth patterns between the skeleton and osteoderms of *Stegosaurus* (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Vertebrate Paleontology* **29** (1): 123-131.
- HENDERSON, D. M. 1998. Skull and tooth morphology as indicators of niche partitioning in sympatric Morrison Formation theropods. *GAIA* **15**: 219-226.
- HOLLIDAY, C. M., RIDGELY, R. C., SEDLMAYR, J. C. & WITMER, L. M. 2010. Cartilaginous epiphyses in extant archosaurs and their implications in reconstructing limb function in dinosaurs. *PLoS ONE* **5** (9): 1-16.

HOLTZ, T. R., MOLNAR, R. E. & CURRIE, P.J. 2004. Basal Tetanurae. W: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (eds), *The Dinosauria*, 2<sup>nd</sup> edition. University of California Press, Berkeley, 71-110.

HORNER, J. R. & GOODWIN, M. B. 2009. Extreme cranial ontogeny in the Upper Cretaceous dinosaur *Pachycephalosaurus*. *PloS ONE* **40** (10): 1-11.

HORNER, J. R., PADIAN, K. & RICQLÈS, A. J. de. 2001. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: phylogenetic and behavioral implications for dinosaurs. *Paleobiology* **27**: 39-58.

HORNER, J. R., RICQLÈS, A. J. de & PADIAN, K. 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. *Paleobiology* **25**: 295-304.

HORNER, J. R., RICQLÈS, A. J. de & PADIAN, K. 2000. The bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiaasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology* **20**: 109-123.

HORNER, J. R., RICQLÈS, A. de, PADIAN, K. & SCHEETZ, R. D. 2009. Comparative long bone histology and growth of the "Hypsilophodontid" dinosaurs *Orodromeus makelai*, *Dryosaurus altus*, and *Tenontosaurus tillettii* (Ornithischia: Euornithopoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* **29** (3): 734-747.

HOUSSAYE, A., BUFFRÉNIL, V. de, RAGE, J.-C. & BARDET, N. 2008. An analysis of vertebral 'pachyostosis' in *Carentonosaurus mineaui* (Mosasauroidea, Squamata) from the Cenomanian (early Late Cretaceous) of France, with comments on its phylogenetic and functional significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28** (3): 685-691.

HUENE, F. von 1902. Übersicht über die Reptilien der Trias. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen (N. F.)* **6** (1): 1-83.

HUENE, F. VON 1939. Ein primitiver Phytosaurier in der jüngeren nordostalpinen Trias. *Zentralblatt der Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **4**: 139-144.

HUENE, F. VON. 1940. The tetrapod fauna of the Upper Triassic Maleri Beds. *Palaeontologia Indica, New Series* **32** (1): 1-42.

HUENE, F. von & MAUBEUGE, P. L. 1954. Sur quelques restes de sauriens du Rhétien et du Jurassique lorrains. *Extrait du Bulletin de la Société Géologique de France*, **6** (IV): 105-109.

HUNGERBÜHLER, A. 2000. Heterodonty in the European phytosaur *Nicrosaurus kapffi* and its implications for the taxonomic utility and functional morphology of phytosaur dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* **20** (1): 31-48.

HUNGERBÜHLER, A. 2001a. Comment on the proposed designation of a neotype for *Parasuchus hislopi* LYDEKKER, 1885 (Reptilia, Archosauria). *The Bulletin of Zoological Nomenclature* **58** (3): 3.

HUNGERBÜHLER, A. 2001b. The status and phylogenetic relationships of „*Zanclodon*” *arenaceus*: the earliest known phytosaur? *Paläontologische Zeitschrift* **75** (1): 97-112.

HUNGERBÜHLER, A. 2002. The Late Triassic phytosaur *Mystriosuchus westphali*, with a revision of the genus. *Palaeontology* **45** (2): 377-418.

HUNT, A. P. 1989. Cranial morphology and ecology among phytosaurs. W: LUCAS, S. G. & HUNT, A. P. (eds) *Dawn of the age of dinosaurs in the American Southwest*, New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque, 349-354.

HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. 1991. The *Paleorhinus* biochron and the correlation of the non-marine Upper Triassic of Pangea. *Palaeontology* **34** (2): 487-501.

HUXLEY, T. H. 1870. On the classification of Dinosauria, with observations on the Dinosauria of the Trias. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* **26**: 32-51.

HUXLEY, T. H. 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* **31**: 423-438.

IRMIS, R. B. 2005. The vertebrate fauna of the Upper Triassic Chinle Formation in northern Arizona. *Mesa Southwest Museum Bulletin* **9**: 63-88.

IRMIS, R. B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27** (2): 350-361.

IRWIN, S. 1996. Survival of a large *Crocodylus porosus* despite significant lower jaw loss. *Memoirs of the Queensland Museum* **39** (2): 338.

JAEGER, G. F. 1828. Über die fossilen Reptilien, welche in Württemberg aufgefunden worden sind. Metzler, Stuttgart, 48 str.

JAEKEL, O. 1910. Über die fossilen Reptilien, welche in Würtemberg aufgefunden worden sind. Metzler, Stuttgart, 48 str.

JALIL, N.-E. & PEYER, K. 2007. A new rauisuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana Basin, Morocco. *Palaeontology* **50** (2): 417-430.

KAMMERER, C. F., BUTLER, R. J., BANDYOPADHYAY, S. & STOCKER, M. R. 2015. Relationships of the Indian phytosaur *Parasuchus hislopi* Lydekker, 1885. *Papers in Paleontology*: 1-23.

KATSURA, Y. 2004. Paleopathology of *Toyotamaphimeia machikanensis* (Diapsida, Crocodylia) from the Middle Pleistocene of Central Japan. *Historical Biology* **16** (2-4): 93-97.

KIMMIG, J. 2009. Functional morphology and systematic palaeontology of the Phytosauria (Archosauria: Crurotarsi) and the development of their Late Triassic habitats. Niepublikowana praca magisterska, Imperial College London, London, UK, 118 str.

KISCHLAT, E.-E. & LUCAS, S. G. 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brasil. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**: 464-467.



KLEIN, N. & SANDER, M. 2007. Bone histology and growth of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus engelhardti* von Meyer, 1837 from the Norian bonebeds of Trossingen (Germany) and Frick (Switzerland). *Special Papers in Palaeontology* **77**: 169-206.

KLEIN, N. & SANDER, M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology* **34** (2): 247-263.

KOZUR, H. & BACHMANN, G. H. 2008. Updated correlation of the Germanic Triassic with the Tethyan scale and assigned numeric ages. W: KRISTYN, L. & MANDL, G. W. (eds.) Upper Triassic subdivisions, zonations, and events. *Berichte der Geologischen Bundesanstalt* **73**: 53-58.

KRILOFF, A., GERMAIN, D., CANOVILLE, A., VINCENT, P., SACHE, M. & LAURIN, M. 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 807-826.

KUHN, O. 1932. Labyrinthodonten und Parasuchier aus dem mittleren Keuper von Ebrach in Oberfranken. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Abteilung B* 69: 94-144.

KUHN, O. 1936. Weitere Parasuchier und labyrinthodonten aus dem Blasensandstein des Mittleren Keuper von Ebrach. *Palaeontographica, Abteilung A* 83:61-98.

LANCE, V. A. 2003. Alligator physiology and life history: the importance of temperature. *Experimental Gerontology* **38**: 801-805.

LANGSTON, W. 1949. A new species of *Paleorhinus* from the Triassic of Texas. *American Journal of Science* **247**: 324-341.

LAURIN, M., GERMAIN, D., STEYER, J.-S. & GIRONDOT, M. 2006. Données microanatomiques sur la conquête de l'environnement terrestre par les vertébrés. *Comptes Rendus Palevol* **5**: 603-618.

LAURIN, M., MEUNIER, F. J., GERMAIN, D. & LEMOINE, M. 2007. A microanatomical and histological study of the paired fin skeleton of the Devonian sarcopterygian *Eusthenopteron foordi*. *Journal of Paleontology* **81** (1): 143-153.

LEE, A. H. 2004. Histological organization and its relationship to function in the femur of *Alligator mississippiensis*. *Journal of Anatomy* **204**: 197-207.

LEES, J. H. 1907. The skull of *Paleorhinus*, a Wyoming phytosaur. *Journal of Geology* **15**: 121-151.

LEHMAN, T. & CHATTERJEE, S. 2005. Depositional setting and vertebrate biostratigraphy of the Triassic Dockum Group of Texas. *Journal of Earth System Science* **114** (3): 325-351.

LONG, R. A. & MURRY, P. A. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwest United States. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* **4**: 1-254.

LOVELL, N. C. 1997. Trauma analysis in paleopathology. *Yearbook of Physical Anthropology* **40**: 139-170.

LUCAS, S. G. 1996. Vertebrate biochronology of China. W: MORALES, M. (ed.), *The continental Jurassic*, 60. Museum of North Arizona, Bulletin, 23-24.

LUCAS, S. G. 1998a. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **143**: 347-384.

LUCAS, S. G. 1998b. Tetrapod-based correlation of the nonmarine Triassic. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil I*, **7-8**: 475-496.

LUCAS, S. G. 2010. The Triassic timescale based on nonmarine tetrapod biostratigraphy and biochronology. *Special Publications of the Geological Society of London* **334**: 447-500.

LUO, Z. & WU, X.-C. 1995. The small tetrapods of the Lower Lufeng Formation, Yunnan, China. W: FRASER, N. C. & SUES H.-D. (eds.), *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*, Cambridge University Press, New York, 251-270.

LYDEKKER, R. 1885. Maleri and Denwa Reptilia and Amphibia. *Palaeontologia Indica (Series 4)* **1** (5): 1-38.

MAHNKEN, A. H., STAATZ, G., HERMANN, B., GUNTHER, R. W. & WEBER, M. 2001. Congenital pseudarthrosis of the tibia in pediatric patients: MR Imaging. *American Journal of Roentgenology* **177**: 1025-1030.

MAISCH, M. W. & KAPITZKE, M. 2010. A presumably marine phytosaur (Reptilia: Archosauria) from the pre-planorbis beds (Hettangian) of England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **257**: 373-379.

MARGERIE, E. de, CUBO, J. & CASTANET, J. 2002. Bone typology and growth rate: testing and quantifying 'Amprino's rule' in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes Rendus Biologies* **325**: 221-230.

MARGERIE, E. de, ROBIN, J.-P., VERRIER, D., CUBO, J., GROSCOLAS, R. & CASTANET, J. 2004. Assessing relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labeling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology* **207**: 869-879.

MARSIGLI, L. F. 1726. *Danubius pannonicus mysicus*, 2. Amstelodam, Haga.

MARTZ, J. W. 2002. The morphology and ontogeny of *Typothorax coccinarum* (Archosauria: Stagonolepididae) from the Upper Triassic of the American Southwest. *Niepublikowana praca magisterska*, Texas Tech University, 1-279.

MCGREGOR, J. H. 1906. The Phytosauria, with special reference to *Mystrisuchus* and *Rhytidodon*. *Memoirs of the American Museum of Natural History* **9** (2): 29-101.

MEHL, M. G. 1913. *Angistorhinus*, a new genus of Phytosauria from the Trias of Wyoming. *Journal of Geology* **21** (2): 186-191.

MEHL, M. G. 1915. *Poposaurus gracilis*, a new reptile from the Triassic of Wyoming. *Journal of Geology* **23**: 516-522.

MEYER, H. VON 1861. Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. *Palaeontographica* **7**: 253-346.

MILART, Z. 2002. Anatomiczne mianownictwo weterynaryjne: łacińskie, polskie, angielskie. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa, 1-357.

MONTES, L., MARGERIE, E. de, CASTANET, J., RICQLÈS, A. J. de & CUBO, J. 2005. Relationships between bone growth rate and the thickness of calcified cartilage in the long bones of the Galloanserae (Aves). *Journal of Anatomy* **206**: 445-452.

MOODIE, R. L. 1916. Mesozoic pathology and bacteriology. *Science* **43**: 425-426.

MOODIE, R. L. 1918a. Pathological lesions among extinct animals: a study of the evidences of disease millions of years ago. *Surgical Clinics of Chicago* **2** (2): 319-331.

MOODIE, R. L. 1918b. Studies in paleopathology: I. General considerations of the evidences of pathological conditions found among fossil animals. *Annals of Medical History* **1** (4): 374-393.

MOODIE, R. L. 1920. Ancient bacteria and the beginning of disease. *Scientific Monthly* **11**: 362-364.

MOODIE, R. L. 1921. Osteomyelitis in the Permian. *Science* **53**: 33.

MOODIE, R. L. 1922. The paleopathology of the parasuchians. *Science* **56**: 417.

MOODIE, R. L. 1923. An unusual form of Pliocene pathology. *American Journal of Science* **5** (5): 334-336.

MYERS, T. P., VOORHIES, M. R. & CORNER, R. G. 1980. Spiral fractures and bone pseudo-tools at paleontological sites. *American Antiquity* **45** (3): 483-490.

NIEDŹWIEDZKI, R. & BRONOWICZ, R. 2008. Krasiejów – the graveyard of large Triassic tetrapods. *Ichthyolith Issues Special Publication* **11**: 58-61.

NESBITT, S. J. 2005. Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti*. *Historical Biology* **17**: 19-47.

NESBITT, S. 2010. Jurassic phytosaur ?? <http://chinleana.blogspot.com/2010/08/jurassic-phytosaur.html>

NESBITT, S. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **352**: 1-292.

NOPCSA, F. von & HEIDSIECK, E. 1933. On the bone histology of the ribs in immature and half-grown trachodont dinosaurs. *Proceedings of the Royal Zoological Society* **1**: 221-223.

OWEN, R. 1840-45. *Odontography, a treatise on the comparative anatomy of teeth, etc.* H. Baillière, London, 655 pp.

OLEMPKA, E. 2004. Late Triassic spinicaudatan crustaceans from southwestern Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* **49** (3): 429-442.

OPINION 2045. 2003. *Parasuchus hislopi* LYDEKKER, 1885 (Reptilia, Archosauria): lectotype replacement by a neotype. *The Bulletin of Zoological Nomenclature* **60** (2).

PAGE, K.N., CLÉMENCE, M.E. & BLOOS, G. 2010. The Tilmanni Chronozone in NW Europe: Re-correlating the Base of the Jurassic System. *Earth Science Frontiers. Short Papers for the 8<sup>th</sup> International Congress on the Jurassic System (Special Issue)* **17**: 8-9.

PARKER, W. G. 2007. Reassessment of the aetosaur '*Desmotosuchus*' *chamaensis* with a reanalysis of the phylogeny of the Aetosauria (Archosauria: Pseudosuchia). *Journal of Systematic Paleontology* **5** (1): 41-68.

PARKER, W. G. 2009. <http://chinleana.blogspot.com/2009/11/why-i-use-pseudosuchia-instead-of.html>

PARRISH, J. M. 1993. Phylogeny of the Erythrosuchidae (Reptilia: Archosauriformes). *Journal of Vertebrate Paleontology* **12** (1): 93-102.

PELLEGRINI, R. 2007. Skeletochronology of the limb elements of mosasaurs (Squamata; Mosasauridae). *Transactions of the Kansas Academy of Science* **110** (1/2): 83-99.

PIECHOWSKI, R. & DZIK, J. 2010. The axial skeleton of *Silesaurus opolensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30** (4): 1127-1141.

QUECKETT, J. T. 1849. On the intimate structure of bone, as comprising the skeleton in the four main classes of vertebrates, viz., mammals, birds, reptiles and fishes, with some remarks on the great value of the knowledge of such structure in determining the affinities of minute fragments of organic remains. *Transactions of the Microscopical Society of London* **2**: 46-58.

QUECKETT, J. T. 1855. Descriptive and illustrated catalogue of the histological series contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England. Vol. 2. London, 320 pp.

RANG, M. 1974. Children's fractures. J. B. Lippincott, Toronto,

RAY, S. & CHINSAMY, A. 2004. *Diictodon feliceps* (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth, and biomechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24** (1): 180-194.

RAY, S., BOTHA, J. & CHINSAMY, T. 2004. Bone histology and growth patterns of some nonmammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24** (3): 634-648.

RAY, S., CHINSAMY, A. & BANDYOPADHYAY, S. 2005. *Lystrosaurus murrayi* (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth and life style adaptations. *Palaeontology* **48** (6): 1169-1185.

- REID, R. E. H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd Dinosaurs and of dinosaurs in general. I. Introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies* **41**: 25-71.
- REID, R. E. H. 1984a. The histology of dinosaurian bone, and its possible bearing on dinosaurian physiology. W: FERGUSON, M. J. W. (Ed.), *The structure, evolution and development of reptiles*. Symposia of the Zoological Society of London **52**: 629-663.
- REID, R. E. H. 1984b. Primary bone and dinosaurian physiology. *Geological Magazine* **121**: 589-598.
- REID, R. E. H. 1997. Dinosaurian physiology: the case for "intermediate" dinosaurs. W: FARLOW, J. O. & BRETT-SURMAN, M. K. (Eds.), *The complete dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington, 449-473.
- REIG, O. A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triasico de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Argentina de Geología* **13**: 257-270.
- RENESTO, S. & PAGANONI, A. 1998. A phytosaur skull from the Norian (Late Triassic) of Lombardy (Northern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **104** (1): 115-122.
- RENESTO, S. & LOMBARDO, C. 1999. The structure of the tail of a phytosaur (Reptilia, Archosauria) from the Norian (Late Triassic) of Lombardy (Northern Italy). *Revista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **105**: 135-144.
- RESENBERGER, J. M. & WATABE, M. 2000. Fine structure of bone in dinosaurs, birds and mammals. *Nature* **406**: 619-622.
- RICQLÈS, A. J. de. 1972. Vers une histoire de la physiologie thermique. L'apparition de l'endothermie et le concept de reptile. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, série D*, **275**: 1875-1878.

RICQLÈS, A. J. de. 1974. Evolution of endothermy: histological evidence. *Evolutionary Theory* **1**: 51-80.

RICQLÈS, A. J. de. 2000. L'origine dinosaurienne des oiseaux et de l'endothermie avienne: les arguments histologiques. *Année Biologie* **39**: 69-100.

RICQLÈS, A. J. de, PADIAN, K. & HORNER, J. R. 2003a. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. *Annales de Paléontologie* **89**: 67-101.

RICQLÈS, A. J. de, PADIAN, K., KNOLL, F. & HORNER, J. R. 2008. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problem of a "phylogenetical signal" in bone histology. *Annales de Paléontologie* **94**: 57-76.

RICQLÈS, A. J. de, PADIAN, K., HORNER, J. R. & FRANCILLON-VIEILLOT, H. 2000. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* **129**: 349-385.

RICQLÈS, A. J. de, PADIAN, K., HORNER, J. R., LAMM, E.-T. & MYHRVOLD, N. 2003. Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves). *Journal of Vertebrate Paleontology* **23** (2): 373-386.

ROMER, A. S. 1956. The osteology of the Reptiles. University of Chicago Press, Chicago, 771 str.

ROMER, A. S. 1971. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI: Two new long - snouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora* **379**: 1-22.

ROTHSCHILD, B. M. 2008. Reproducibility between pathologies in recent and fossil crocodilians and crocodilian ecomorphs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28** (Suppl. 3): 134A.

ROTHSCHILD, B. M. & MARTIN, L. D. 2006. Skeletal impact of disease. *New Mexico of Natural History & Science Bulletin* **33**: 1-226.



- RUBEN, J. A. 1990. Evidence of convergent behavioral patterns in male crocodilians and phytosaurs. W: Boucot, A. (ed.), *Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution*, Elsevier, Amsterdam, 427-428.
- RUFFER, M. A. 1914. Studies in palaeopathology in Egypt. *Journal of Pathology & Bacteriology* **18**: 149.
- RYAN, M. J., RUSSELL, A. P., EBERTH, D. A. & CURRIE, P. J. 2001. The taphonomy of a *Centrosaurus* (Ornithischia, Ceratopsidae) bone bed from the Dinosaur Park Formation (Upper Campanian), Alberta, Canada, with comments on cranial ontogeny. *Palaios* **16**: 482-506.
- SANDER, M. 2000. Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology* **26** (3): 466-488.
- SANDER, M., MATEUS, O., LAVEN, T. & KNÖTSCHKE, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* **441**: 739-741.
- SCANELLA, J. B. & HORNER, J. R. 2010. *Torosaurus* MARSH, 1891, is *Triceratops* MARSH, 1889 (Ceratopsidae: Chasmosaurinae): synonymy through ontogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30** (4): 1157-1168.
- SCHEYER, T. M. & SANDER, M. P. 2007. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society of London B* **274**: 1885-1893.
- SEITZ, A. 1907. Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien dessen bedeutung für das Wachstum und Umbildung des Knochengewebes in allgemeinen. *Nova Acta Abhandlungen der Kaiserlichen Leopold-Carolignischen Deutschen Akademie der Naturforscher* **87**: 230-370.
- SENER, P. 2002. Lack of pheromonal sense in phytosaurs and other archosaurs, and its implications for reproductive communication. *Paleobiology* **28** (4): 544-550.

SERENO, P. C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Memoir (Society of Vertebrate Paleontology)* **2**: 1-53.

SHELDON, A. 1997. Ecological implications of mosasaur bone microstructure. W: CALLOWAY, J. M. & NICHOLLS, E. L. (eds.) *Ancient Marine Reptiles*, Academic Press, California, 333-354.

SHUKLA, U. K., BACHMANN, G. H. & SINGH, I. B. 2010. Facies architecture of the Stuttgart Formation (Schilfsandstein, Upper Triassic), central Germany, and its comparison with modern Ganga system, India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **297**: 110-128.

SILL, W. D. 1967. *Proterochampsia barrionuevoi* and the early evolution of the Crocodylia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* **135** (8): 415-446.

SIRUNTAWINETI, J., CHAEYCHOMSRI, W., VAJARASATHIRA, B., TUNTIRUNGKIJ, M. & TEMSIRIPONG, Y. 2003. Complement activity of Thai Freshwater Crocodile (*Crocodylus siamensis*) serum. *Proceeding of the 29<sup>th</sup> Congress on Science and Technology of Thailand*, 20-22 October, Khon Kaen, Thailand.

STEEL, L. 2008. The paleohistology of pterosaur bone: an overview. *Zitteliana* **B28**: 109-125.

STARCK, J. M. & CHINSAMY, A. 2002. Bone depositional rates in birds and other dinosaurs. *Journal of Morphology* **253**: 232-246

STEYER, J.-S., LAURIN, M., CASTANET, J. & RICQLÈS, A. J. de. 2004. First histological and skeletochronological data on temnospondyl growth: palaeoecological and palaeoclimatological implications. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* **206**: 193-201.

STOCKER, M. R. 2010. A new taxon of a phytosaur (Archosauria: Pseudosuchia) from the Late Triassic (Norian) Sonsela Member (Chinle Formation) in Arizona, and a critical reevaluation of *Leptosuchus* CASE, 1922. *Palaeontology* **53** (5): 997-1022.

- STOCKER, M. R. 2013. A new taxonomic arrangement for *Paleorhinus scurriensis*. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 1-13.
- STOCKER, M. R. & BUTLER, R. J. 2013. Phytosauria. W: NESBITT, S. J., DESOJO, J. B. & IRMIS, R. B. (eds.), *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*, Geological Society, London, Special Publications **379**, 91-117.
- STOCKER, M. R., LI-JUN, Z., NESBITT, S. J., XIAO-CHUN, W. & CHUN, L. 2016. A short-snouted, Middle Triassic phytosaur and its implications for the morphological evolution and biogeography of Phytosauria. *Scientific Reports* **7**: 1-8.
- STOKSTAD, E. 2004. Dinosaurs under the knife. *Science* **306** (5698): 962-965.
- STUART-MACADAM, P., GLENCROSS, B. & KRICUN, M. 1998. Traumatic bowing deformities in tubular bones. *International Journal of Osteoarcheology* **8**: 252-262.
- SUES, H.-D., OLSEN, P. E., CARTER, J. G. & SCOTT, D. M. 2003. A new crocodylomorph archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23** (2): 329-343.
- SULEJ, T. 2002. Species discrimination of the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus diagnosticus*. *Acta Palaeontologica Polonica* **47** (3): 535-546.
- SULEJ, T. 2005. A new rauisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25** (1): 78-86.
- SULEJ, T. 2007. Osteology, variability, and evolution of *Metoposaurus*, a temnospondyl from the Late Triassic of Poland. *Palaeontologia Polonica* **64**: 29-139.
- SULEJ, T. 2010. The skull of an early Late Triassic aetosaur and the evolution of the stagonolepidid archosaurian reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* **158**: 860-881.

SUN, A. L. & CUI, K. H. 1986. A brief introduction to the Lower Lufeng saurischian fauna (Lower Jurassic: Lufeng, Yunnan, People's Republic of China). W: PADIAN, K. (ed.), *The beginning of the age of dinosaurs: Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*, Cambridge University Press, Cambridge, 275-278.

SWISCHUK, L. E. & JOHN, S. D. 1995. Differential diagnosis in pediatric radiology. Williams & Wilkins, Baltimore, 480 str.

SZULC, J. 2005. Sedimentary environments of the vertebrate-bearing Norian deposits from Krasiejów, Upper Silesia (Poland). *Hallesches Jahrbuch Geowissenschaften* **19**: 161-170.

TADA, K., IKEDA, K., TSUBOUCHI, H. & TOMITA, K. 2008. Acute plastic bowing of the forearm in adults: a report of two cases. *Journal of Orthopaedic Surgery* **16** (2): 241-242.

TANKE, D. H. & CURRIE, P. J. 1998. Head-biting behavior in theropod dinosaurs: paleopathological evidence. *GAIA* **15**: 167-184.

TANKE, D. H. & ROTHCHILD, B. M. 2002. DINOSORES: An annotated bibliography of dinosaur paleopathology and related topics - 1838-2001. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin* **20**: 1-97.

TAYLOR, M. A. 2000. Functional significance of bone ballast in the evolution of buoyancy control strategies by aquatic tetrapods. *Historical biology* **14**: 15-31.

THULBORN, R. A. 1980. The ankle joints of archosaurs. *Alcheringa* **4**: 241-261.

TSIORA, A. & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, P. 2002. A skeletochronological study of age and growth in relation to adult size in the frog *Rana epeirotica*. *Zoology* **105**: 55-60.

TUMARKIN-DERATZIAN, A. R. 2007. Fibrolamellar bone in wild adult *Alligator mississippiensis*. *Journal of Herpetology* **41** (2): 341-345.

- VINER, T., HECKERT, A. & CARRANO, M. 2008. Multiple pathological elements in a phytosaur (Diapsida: Archosauria) skeleton from the Upper Triassic of Arizona, USA: evidence of extreme osteomyelitis. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28** (Suppl. 3): 156A.
- WALKER, A. D. 1961. Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* **244** (709): 103-204.
- WALKER, A. D. 1968. *Protosuchus*, *Proterochampsa*, and the origin of phytosaurs and crocodiles. *Geological Magazine* **105** (1): 1-14.
- WALL, W. P., HUNT, A. P. & SANTUCCI, V. L. w przyg. A preliminary biomechanical analysis of phytosaur life habits.
- WEBB, G. & MANOLIS, S. 1989. Crocodiles of Australia. Reed Books, Sydney, 160 str.
- WEINBAUM, J. C. & HUNGERBÜHLER, A. 2007. A revision of *Poposaurus gracilis* (Archosauria: Suchia) based on two new specimens from the Late Triassic of the southern U.S.A. *Paläontologische Zeitschrift* **81** (2): 131-145.
- WEISHAMPEL, D. B., BARRETT, P. M., CORIA, R. A., LE LEOUFF, J., XING, X., XIJIN, Z., SAHNI, A., GOMANI, E. M. P. & NOTO, C. R. 2004. Dinosaur distribution. W: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (eds), *The Dinosauria*, 2<sup>nd</sup> edition. University of California Press, Berkeley, 71-110.
- WELLES, S. P. 1947. Vertebrates from the Upper Moenkopi Formation of the Northern Arizona. *University of California Publications in Geological Sciences* **27**: 241-294.
- WELMAN, J. 1998. The taxonomy of the South African proterosuchids (Reptilia, Archosauromorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* **18** (2): 340-347.
- WESTPHAL, F. VON 1976. Phytosauria. W: KUHN, O. (ed) *Handbuch der Paläoherpetologie Teil 13: Thecodontia*, Gustav-Fischer Verlag, Stuttgart, 99-120.

- WHEATLEY, B. P. 2008. Perimortem or postmortem bone fractures ? An experimental study of fracture patterns in deer femora. *Journal of Forensic Sciences* **53** (1): 69-72.
- WIFFEN, J., BUFFRÉNIL, V. de, RICQLÈS, A. de & MAZIN, J.-M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesiosaurs from New Zealand. *Geobios* **28** (5): 625-640.
- WILLISTON, S. W. 1904. Notice of some new reptiles from the Upper Trias of Wyoming. *Journal of Geology* **12**: 688-697.
- WILSON, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19** (4): 639-653.
- WOLFF, E. D. S., SALISBURY, S. W., HORNER, J. R. & VARRICCHIO, D. J. 2009. Common avian infection plagued the tyrant dinosaurs. *PLoS ONE* **4** (9): 1-7.
- WU, X.-C. & RUSSELL, A. P. 2001. Redescription of *Turfanosuchus dabanensis* (Archosauriformes) and new information on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* **21** (1): 40-50.
- YOUNG, C. C. 1951. The Lufeng saurischian fauna in China. *Palaeontologia Sinica (Series C)* **13**: 1-96.
- ZATOŃ, M., PIECHOTA, A. & SIENKIEWICZ, E. 2005. Late Triassic charophytes around the bone-bearing bed at Krasiejów (SW Poland) – palaeoecological and environmental remarks. *Acta Geologica Polonica* **55** (3): 283-293.
- ZEIGLER, K. E., HECKERT, A. B. & LUCAS, S. G. 2003. Phytosaurs (Archosauria: Parasuchidae) cranial and mandibular material from the Upper Triassic Snyder quarry (Petrified Forest Formation, Chinle Group). W: ZEIGLER, K. E., HECKERT, A. B., LUCAS, S. G. (eds.) *Paleontology and geology of the Upper Triassic (Revueltoian) Snyder Quarry, New Mexico*, New Mexico Museum of Natural History Bulletin **24**, 81-88.